

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

131

Année 1893

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue, le à heure

Par GUSTAVE LOISEL

Né à Méry-Corbon (Calvados) le 27 novembre 1864

Officier de santé, licencié ès sciences naturelles,
Membre de la Société Linnéenne de Normandie,
Préparateur de Tératologie à l'École des Hautes-Études.

Ancien interne à l'Hôtel-Dieu de Caen (1884-1889),
Médaille d'or, anatomie et physiologie (École de médecine de Caen, concours Lesauvage, 1886),
Médaille d'or, cliniques (École de médecine de Caen, concours Dan de la Vauterie, 1887),
Premiers prix de fin d'année (École de médecine de Caen, 1883, 1886, 1887).

LES

CARTILAGES LINGUAUX DES MOLLUSQUES

(STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT HISTOGÉNIQUE)

Président : M. MATHIAS DUVAL, professeur.

Juges : { MM. GUYON, professeur.
NÉLATON, { agrégés.
RETTÉRIER, {

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C^{ie}

FELIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1893

151

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1893

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue, le à heure

Par GUSTAVE LOISEL

Né à Méry-Corbon (Calvados) le 27 novembre 1864

Officier de santé, licencié ès sciences naturelles,
Membre de la Société Linnéenne de Normandie,
Préparateur de Tératologie à l'École des Hautes-Études.

Ancien interne à l'Hôtel-Dieu de Caen (1884-1889),
Médaille d'or, anatomie et physiologie (École de médecine de Caen, concours Lesauvage, 1886),
Médaille d'or, cliniques (École de médecine de Caen, concours Dan de la Vauterie, 1887),
Premiers prix de fin d'année (École de médecine de Caen, 1883, 1886, 1887).

LES

CARTILAGES LINGUAUX DES MOLLUSQUES

(STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT HISTOGÉNIQUE)

Président : M. MATHIAS DUVAL, professeur.

Juges : { MM. GUYON, professeur.
 { NÉLATON, { agrégés.
 { RETTERER; }

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C^{ie}

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1893

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen..... M. BROUARDEL

Professeurs..... MM.

Anatomie.....	FARABEUF.
Physiologie.....	Ch. RICHET.
Physique médicale.....	GARIEL.
Chimie organique et chimie minérale.....	GAUTIER.
Histoire naturelle médicale.....	BAILLON.
Pathologie et thérapeutique générales.....	BOUCHARD.
Pathologie médicale.....	{ DIEULAFOY.
	{ DEBOVE.
Pathologie chirurgicale.....	LANNELONGUE.
Anatomie pathologique.....	CORNIL.
Histologie.....	MATHIAS DUVAL.
Opérations et appareils.....	TERRIER.
Pharmacologie.....	POUCHET.
Thérapeutique et matière médicale.....	HAYEM.
Hygiène.....	PROUST.
Médecine légale.....	BROUARDEL.
Histoire de la médecine et de la chirurgie.....	LABOULBÈNE.
Pathologie comparée et expérimentale.....	STRAUS.
	{ SEE (G.).
	{ POTAIN.
Clinique médicale.....	{ JACCOUD.
	{ PETER.
Clinique des maladies des enfants.....	GRANCHER.
Clinique des maladies syphilitiques.....	FOURNIER.
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale.....	N.
Clinique des maladies nerveuses.....	CHARCOT.
	{ LE FORT.
	{ DUPLAY.
Clinique chirurgicale.....	{ LE DENTU.
	{ TILLAUX.
Clinique ophtalmologique.....	PANAS.
Clinique des voies urinaires.....	GUYON.
Clinique d'accouchements.....	{ TARNIER.
	{ PINARD.

Professeurs honoraires : MM. SAPPEY, HARDY, PAJOT, REGNAULD et VERNEUIL.

Agrégés en exercice.

MM.	MM.	MM.	MM.
ALBARRAN.	DELBET.	MARIE.	RETTÉRER.
ANDRÉ.	FAUCONNIER.	MAYGRIER.	RICARD.
BALLET.	GAUCHER.	MENETRIER.	ROGER.
BAR.	GILBERT.	NELATON.	SCHWARTZ.
BRISSAUD.	GILEY.	NETTER.	SEBILÉAU.
BRUN.	HEIM.	POIRIER, chef des	TUFFIER.
CHANTEMESSE.	JALAGUIER.	travaux anatomi-	VARNIER.
CHARRIN.	LEJARS.	ques.	VILLEJEAN.
CHAUFFARD.	LETULLE.	QUÉNU.	WEISS.
DEJÉRINE.	MARFAN.		

Secrétaire de la Faculté : PUPIN.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'École a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation, ni improbation.

A LA MÉMOIRE DE MA MERE

A MON PÈRE

A MES PARENTS ET AMIS

A MON MAITRE ET PRÉSIDENT DE THÈSE

M. LE PROFESSEUR MATHIAS DUVAL

CHEVALIER DE LA LÉGION D'HONNEUR
MEMBRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
PROFESSEUR D'HISTOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE

(Qu'il veuille bien recevoir l'hommage de ce
travail qui a été inspiré par lui et qui n'a pu
être entrepris que grâce à sa haute protection.)

A MON MAITRE

M. LE DOCTEUR ED. RETTERER

DOCTEUR ÈS SCIENCES
PROFESSEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DE MÉDECINE

A MES PREMIERS MAITRES
DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE DE CAEN

Hommage de profond respect et de vive
reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552012_0041

LES

CARTILAGES LINGUAUX DES MOLLUSQUES

(STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT HISTOGÉNIQUE ¹)

Les pièces chitineuses qui composent l'armature buccale des Mollusques céphalophores présentent des différences de nombre, de forme et de position qui fournissent des caractères précieux pour la classification de ces animaux. Ces différences ne sont pas si accentuées, cependant, pour que la description d'un Mollusque type, tel qu'une des espèces du genre *Hélix*, ne puisse donner une idée générale, suffisamment complète, de ces organes.

Chez l'*Helix fruticum*, pris comme exemple, cette armature se compose de deux portions distinctes : une antéro-supérieure, à peu près immobile, la *mâchoire*, et une postéro-inférieure, essentiellement active, la *radula*. La mâchoire est une forte lame chitineuse, légèrement arquée (*m*, fig. 1), placée sur le plafond de la cavité buccale, en arrière de la lèvre supérieure. Comme toutes les pièces qui composent la denture des Mollusques, cette mâchoire est une différenciation de la cuticule qui revêt la face libre des cellules épithéliales sous-jacentes; elle n'a donc que des rapports de contiguïté avec les muscles du plafond de la bouche, mais, à son niveau, ces muscles prennent un développement considérable d'où résulte la formation d'une plaque trapézoïde qui se termine insensiblement, en arrière, vers l'entrée de l'œsophage dans la bouche et donne

1. Ce travail a été fait dans le laboratoire du professeur Mathias DUVAL à la faculté de médecine de Paris. Pour les animaux marins, j'ai pu me les procurer pendant un séjour que j'ai fait l'été dernier au laboratoire zoologique de Luc-sur-Mer, dirigé par M. le professeur JOYEUX-LAFFUE. Je ne saurais trop remercier ces maîtres pour la bienveillance qu'ils ont toujours montrée à mon égard. Les résultats préliminaires en ont été communiqués à la Société de Biologie dans les séances du 12 novembre 1892, du 18 février et du 4 mars 1893.

attache, en avant, à de minces faisceaux musculaires qui vont se perdre dans les téguments des lèvres.

La bouche, pharynx de certains auteurs, forme une vaste cavité (*c. b.*) dont le plafond se continue directement avec l'œsophage (*œ*), mais dont le plancher présente une masse arrondie, légèrement jaunâtre, rugueuse au toucher qui fait saillie dans la cavité buccale; cette masse est recouverte par une lamelle chitineuse, portant un grand nombre de dents et à laquelle on a donné le nom de *radula* (râpe) (*r*). En arrière, la surface libre de ce mamelon conduit dans une dépression en doigt de gant de la cavité buccale, dépression qui forme à l'extérieur une sorte de papille conique, au-dessous de

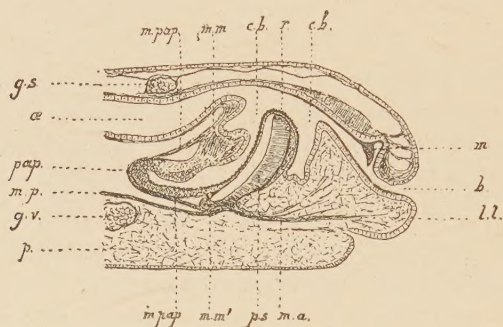


Fig. 1. — Jeune *Helix fructicum*. (Coupe antéro-postérieure de la tête, grossie 8 fois.) — *m*, mâchoire; *b*, bouche; *l.l.*, lèvre latérale; *c.b.*, cavité buccale; *p.s.*, pièce de soutien de la radula; *r*, radula; *g.s.*, ganglion cérébroïde; *g.v.*, ganglion viscéro-pédieux; *œ*, œsophage; *pap.*, papille; *p*, pied; *m.a.*, muscle radulaire antérieur; *m.p.*, muscle radulaire postérieur; *m.m.*, *m.m'*, muscle radulaire moyen; *m.pap.*, muscle papillaire.

l'œsophage (*pap.*); c'est dans ce cul-de-sac (fourreau, gaine génératrice ou poche linguale) que se termine la radula ¹. Si l'on pince

1. Cette papille a l'aspect et la consistance du cartilage, mais, quand on la coupe avec des ciseaux, on voit qu'elle contient une sorte de tissu muqueux qui se laisse facilement énucléer et que M. KOLLIKER, Mittheilungen zur vergleichenden Gewebelehre (*Würzburger Verhandlungen*, 1857, Heft. I.), considère comme conjonctif, alors que M. SEMPER, Zum feineren Baue der Molluskenzunge (*Zeits. f. wiss. zoologie*, 1858, t. IX; p. 274, fig. 6. pl. XII) le regarde comme très musculaire.

Sur une coupe transversale, on voit que cette papille est entourée par une couche musculaire qui supporte, en dedans, l'épithélium formateur des dents de la radula; au centre est un noyau de substance amorphe, se teintant à peine par les colorants et contenant un grand nombre de corps protoplasmiques, dont les formes, plus ou moins étoilées, ne se reconnaissent bien que par la dissociation; la longueur de ces cellules varie entre 10 à 20 μ . et leur largeur entre 3 à 6 μ , elles présentent des prolongements très longs et très ténus qui se perdent dans la substance fondamentale. A partir d'un certain niveau, la couche musculaire périphérique envoie quelques faisceaux qui vont, en divergeant, s'épuiser au milieu des éléments du noyau central.

délicatement cette dernière, il est facile de l'enlever d'une seule pièce et on voit alors qu'elle est supportée par une plaque d'apparence cartilagineuse sur laquelle elle était tendue.

Dans sa position naturelle, la plaque de soutien de la radula a une direction oblique de haut en bas et d'avant en arrière (*p. s.*, fig. 1); elle n'est libre que dans son tiers antérieur, l'autre portion étant entourée par les muscles radulaires. Détachée des parties qui l'environnent (fig. 2), elle a la forme d'un triangle incurvé en haut et dont l'aire présente en arrière un espace vide rempli, sur le vivant, par une membrane fibro-musculaire; c'est cette disposition qui l'a fait comparer à un fer à cheval. En réalité, cette plaque est

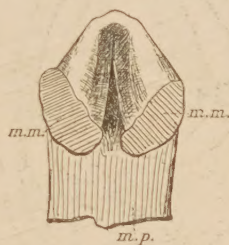


Fig. 2. — *Helix pomatia*. Pièces de soutien de la radula (cartilages linguaux), grossies une fois et demie. — *m.m.*, section du muscle radulaire moyen; *m.p.*, muscle radulaire postérieur.

formée par deux pièces distinctes qui occupent les deux côtés symétriques du triangle (*p. s.*, fig. 2 et fig. 3), et qui se rejoignent en avant pour former le sommet ou angle antérieur du triangle; de plus, à ce niveau, elles sont réunies l'une à l'autre par de nombreuses fibres musculaires qui forment un véritable muscle (*m. h.*, fig. 3)¹.

Ce sont ces deux pièces de soutien que la plupart des auteurs ont décrites sous le nom de *cartilages linguaux* ou de *cartilages odontophores* et dont je me suis proposé de rechercher la structure. Comme nous le verrons plus loin, les quelques travaux qui ont été faits sur leur histologie remontent tous à une époque où la tech-

1. Il est toujours facile de ramener la description de l'armature buccale des autres Mollusques au type que nous venons d'esquisser. Mais, chez certaines espèces, telles que les Aplysies et les Bulles, l'estomac contient lui-même des pièces chitineuses remplissant le rôle de dents. DE BLAINVILLE et VAN BENEDEN ont signalé des plaques cartilagineuses ou cornées dans l'estomac des *Hyale*, *Cymbulie*, *Tiedemannia* et *Lima-cina artica*, et MOQUIN-TANDON dans l'estomac de *Bythinia*.

nique n'était pas assez avancée pour pouvoir donner des résultats bien précis. D'un autre côté, tous les zoologistes qui ont écrit sur les Mollusques dans ces dernières années, ne parlent qu'incidemment de ces organes et accordent toute leur attention à la morphologie de la radula en elle-même. Ce premier mémoire comprend une revue critique des travaux antérieurs sur ce sujet, une étude complète des cartilages linguaux chez trois types : l'Escargot, le Buccin et la Seiche est une description histologique rapide de ces

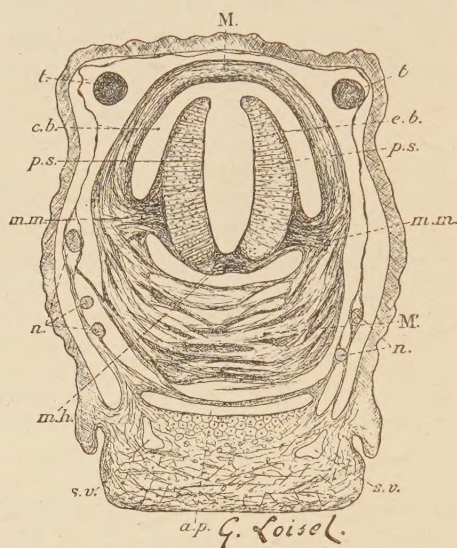


Fig. 3. — Jeune *Helix fructicum*. (Coupe frontale de la tête passant par la région antérieure des cartilages linguaux; grossissement, 24.) — M, muscles formant le plafond de la cavité buccale; M', muscles formant le plancher de la cavité buccale; c.b., cavité buccale; m.m., attaches antérieures du muscle radulaire moyen; m.h., muscle horizontal réunissant les deux cartilages; p.s., pièces de soutien de la radula (cartilages linguaux); e.b., épithélium buccal qui porte la radula (celle-ci a été enlevée dans la préparation); t, tentacules oculaires; n, nerfs; a.p., artère pédiense; s.v., sinus veineux.

cartilages chez un certain nombre d'espèces, posant par là des sortes de jalons que je retrouverai plus tard lorsqu'il me sera permis de faire une étude comparative de ces organes. Ces recherches m'ont permis, enfin, d'apporter quelques données nouvelles sur la connaissance générale des tissus musculaire, conjonctif et cartilagineux des Mollusques.

Historique général.

Le plus loin qu'on puisse faire remonter l'anatomie générale, c'est aux travaux de BORDEU, en 1776, sur le tissu qu'il appelait « l'organe cellulaire ou tissu muqueux ». Il serait donc oiseux de rechercher les idées que pouvaient avoir les naturalistes de l'antiquité au sujet de la structure des organes qui vont nous occuper; du reste, on trouverait dans leurs ouvrages les idées les plus bizarres sur la connaissance des Mollusques, non seulement au sujet de l'anatomie de ces animaux, mais encore sur les mœurs de ceux qui sont les plus communs.

SWAMMERDAM, puis surtout CUVIER, donnèrent, les premiers, une anatomie complète des Mollusques, mais, là, nous ne devons pas encore compter sur une analyse intime des pièces qui soutiennent la radula. Ces naturalistes, et tous ceux qui viennent immédiatement après, décrivent ces pièces comme une plaque cartilagineuse et élastique ¹, parfois osseuse ², sans s'occuper de sa structure, ni de ses connexions avec les muscles adjacents. Beaucoup paraissent même ne pas avoir eu connaissance de ces organes, ou bien se trompent sur leurs fonctions; ainsi LISTER, cité par CUVIER, les prend pour une trachée-artère, DELLE CHIAJE, dans ses *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, considère le bulbe buccal de Bullidés comme l'estomac et compare les glandes salivaires aux appendices cœcaux des Aphrodites. Je ne veux donc pas insister sur les travaux de cette époque; pour des indications plus précises, je renvoie à la première livraison du grand ouvrage de M. TROSCHEL qui est encore actuellement en cours de publication ³ et à l'Histoire naturelle des Mollusques de France de MOQUIN-TANDON ⁴, où on trouvera un historique complet des Mollusques depuis les temps les plus reculés.

VALENCIENNES me paraît être le premier zoologiste qui ait étudié, au microscope, les pièces de soutien de la langue des Mollusques. Dans ses *Recherches sur la structure du tissu élémentaire des cartilages des Pois-*

1. CUVIER, *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques*, Paris, 1817, et *Annales du Muséum*, 1806, t. VII.

2. *Diction. des scienc. nat.* en 60 vol., 1823; article *Limnée*.

3. H. TROSCHEL, *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification*, Berlin, 1856 —.

4. Paris, 1855; voir à la fin du premier volume.

sons et des Mollusques ¹, il s'occupe surtout, il est vrai, des cartilages des Poissons chondroptérygiens et du cartilage céphalique des Céphalopodes qu'il considère comme constitués essentiellement de la même façon, mais il décrit et figure les cellules qui composent le cartilage lingual du Buccin et les compare aux cellules cartilagineuses des Lamproies. Le seul fait intéressant que nous devons retenir de ce mémoire, c'est que les cartilages du Buccin, ayant été soumis à la coction, n'ont fourni que de la gélatine.

Ce n'est en réalité que des recherches de M. LEBERT ² que datent nos connaissances un peu précises sur la structure intime de ces cartilages. LEBERT étudie ces organes dans les genres Patelle, Buccin, Doris, Halyotis, Paludine et Limace en s'étendant beaucoup plus, toutefois, sur la radula en elle-même que sur les pièces qui lui servent de support. Chez *Buccinum undatum* et chez *Paludina vivipara*, les cartilages seraient formés de grandes cellules semblables aux cellules végétales ou aux cellules de la chorde dorsale des Batraciens, mais la figure qu'il donne pour le Buccin (fig. 9) répond peu à sa description et nous verrons plus tard qu'elle ne répond nullement à la réalité.

Chez l'Haliotide, LEBERT décrit les cartilages comme formés par des faisceaux entrecroisés dans lesquels on reconnaît une substance fibreuse ou granuleuse, faisceaux circonscrivant de grandes mailles dans l'intérieur desquelles il n'a pas vu les cellules qui s'y trouvent. Chez les Limaces, la langue est supportée par une selle cartilagineuse formée soit par des faisceaux musculaires entrecroisés, soit par une substance cartilagineuse.

Quelques années plus tard, LEBERT revient sur ces faits et paraît en donner une tout autre interprétation : « La masse charnue en forme de selle, dit-il, qui sert de support à la membrane triturante (radula), offre une couche si épaisse de cylindres musculaires que, dans une seule et même préparation, on croit voir au premier abord un mélange de globules et de cylindres ; il n'en est rien cependant, et ce qu'on a pris pour des globules n'est autre chose que la coupe transversale d'un certain nombre de cylindres aplatis et verticaux des muscles ³ ».

Ainsi LEBERT a méconnu les cellules qui entrent dans la structure des pièces de soutien de la radula. Il n'a guère mieux vu les fibres musculaires de ces pièces, car il les décrit et les figure comme de courts cylindres, plongés dans une substance homogène et formés par une seule matière plus ou moins granuleuse ; « c'est, dit-il, le véritable type du cylindre musculaire sans organisation interne. »

Ce sont encore les mêmes idées que l'on retrouve dans un premier mémoire de M. SEMPER sur ce sujet. « Les cellules, décrites par Lebert, sont

1. *Compt. Rend. de l'Acad. sc.*, 25 novembre 1844, et *Archives du Muséum*, 1851, t. V.

2. *Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden* (*Arch. für Anat. und Phys. von Muller*, 1846).

3. LEBERT, Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux (*Ann. Sc. nat.*, 3^e série, t. XIII, 1850, p. 169).

les coupes transversales de fibres musculaires¹. » Cependant il reconnaît la véritable structure de ces fibres et il signale entre elles, chez la Limnée du moins, de grosses cellules qu'il considère comme étant de nature conjonctive. M. SEMPER avait eu le tort de limiter ses études à quelques espèces de Mollusques, à celles précisément qui n'ont pas, comme nous le verrons, de véritables cellules cartilagineuses. Aussi, à la suite de certaines critiques, il reprend ces recherches et les étend alors à un grand nombre de Mollusques. Dans ce nouveau mémoire², il décrit la plaque de soutien de la radula comme formée par trois muscles : deux symétriques, latéraux, formant les deux pièces principales de la plaque, réunis en avant par un muscle horizontal impair. Tels sont les seuls éléments que l'on trouverait dans les genres *Limax*, *Sepia* et *Loligo*; les cellules cartilagineuses apparaîtraient au milieu des fibres des deux muscles latéraux dans les genres *Ampullaria*, *Vaginulus*, *Lymnæus*, *Planorbis*, *Helix*, *Bulimus* et *Arion*; elles se localiseraient chez *Aplysia* sous forme d'une masse située à la face interne des pièces de soutien et, enfin, composeraient uniquement ces pièces, sans aucun mélange de fibres musculaires, dans les genres *Buccinum*, *Turbo*, *Trochus*, *Murex*, *Siphonaria*, *Janthina* et *Doris*.

Dans sa monographie de *Neritina fluviatilis*³, M. CLAPARÈDE fait une revue d'ensemble des travaux antérieurs sur l'appareil buccal des Gastéropodes et ajoute de nouvelles observations sur l'histologie des cartilages linguaux. Il distingue trois variétés tant qu'à la structure intime de ces cartilages. :

1° Dans les genres *Neritina*, *Patella*, *Buccinum*, *Cyclostoma*, etc., on trouve de grandes cellules, à contenu clair et transparent, entre lesquelles il y aurait peu ou pas de substance intercellulaire;

2° Chez certains Pulmonés, par exemple dans les genres *Vitrina* et *Ancylus*, ces cellules sont petites, aplaties et à parois très minces, « le tout donnant l'impression d'une formation épithéliale ou cartilagineuse »;

3° Chez beaucoup de Pulmonés, *Helix*, *Pupa*, *Clausilia*, etc., les cartilages seraient formés par une substance fondamentale, amorphe ou fibreuse, contenant un grand nombre de corpuscules cartilagineux.

Ainsi, nous trouvons ici la contre-partie des idées de M. SEMPER. Alors que celui-ci ne voulait voir tout d'abord que des fibres musculaires dans les pièces de soutien de la radula, M. CLAPARÈDE ne décrit que des éléments cartilagineux et ne fait nullement mention de tissu musculaire. Nous verrons plus tard combien il s'est trompé sur ce dernier point; cependant, bien que certaines figures qui accompagnent son mémoire soient fausses (fig. 17) ou paraissent par trop schématiques (fig. 13, 20 à 25), on doit le considérer comme le travail le plus complet que nous ayons sur l'histologie de ces cartilages.

1. CARL SEMPER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten (*Zeitschrift für wiss. Zoologie*, t. VIII, 1856-57, p. 396).

2. C. SEMPER, Zum feineren Baue der Molluskenzunge (*Zeitschrift für wiss. zoologie*, 1858, t. IX).

3. ED. CLAPARÈDE, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis* (*Arch. für Anat. und Phys. von Muller*, 1857).

Les travaux qu'il me reste à citer maintenant sont beaucoup moins importants.

R. BERGH ¹ décrit la structure des cartilages linguaux dans les genres *Onchidopsis* et *Marsenina*; il y reconnaît une sorte de fibro-cartilage dont les fibres formeraient des mailles remplies par de grosses cellules et par une substance granuleuse. CLAPARÈDE conteste la nature fibreuse de ce tissu.

FR. BOLL, dans son histologie comparée des Mollusques ², refait la structure des cartilages linguaux de *Neritina fluviatilis* sans ajouter rien de bien nouveau aux travaux de CLAPARÈDE; de même, dans son étude du cartilage lingual de *Pterotrachea coronata*, on retrouve les faits signalés antérieurement par HUXLEY et FR. E. SCHULZE.

Chez certains Néoméniens, la radula manque complètement; chez d'autres, elle est réduite à quelques dents implantées directement dans un tissu formé de grosses cellules qui seraient, d'après M. PRUVOT ³, une différenciation des cellules épithéliales du pharynx. Ceci est à rapprocher des faits signalés depuis longtemps par VAN BENEDEN chez l'*Hyale* et la *Limacine* ⁴.

Je mentionnerai, pour mémoire seulement, les auteurs qui n'ont parlé qu'accessoirement et en passant de ces cartilages.

MM. HUXLEY ⁵, TROSCHEL ⁶, SCHIFF ⁷, SCHULZE ⁸, DE LACAZE DUTHIERS ⁹, SICARD ¹⁰, BOUTAN ¹¹ et GARNAULT ¹², les considèrent comme formés uniquement par des cellules cartilagineuses ou par un mélange de fibres musculaires et de cellules cartilagineuses.

MM. JOYEUX-LAFFUÏE ¹³ et WEGMANN ¹⁴ tendent à y voir un fibro-cartilage. Enfin M. LIVON ¹⁵ décrit les pièces de soutien de la radula, chez les Céphalopodes, comme formées uniquement de fibres musculaires.

1. Bidrag til en Monographi of Marseniaderne (Kongl. Danske Videnskabernes Selskabs Afhandlinger, 5^e partie, 3^e vol., Copenhague, 1853).

2. Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus (Arch. f. mikros. Anat., 1869, supplément).

3. Organisation de quelques Néoméniens (Arch. zool. exp., 2^e série, t. IX).

4. V. BENEDEN, Anatomie des genres *Hyale*, Cléodore et Cuvierie (Nouv. Mém. de l'Acad. roy. de Bruxelles, XII, 1839). — Sur la *Limacina artica* (Id., XIV, 1841).

5. On the Morphology of the Cephalous Mollusca (Philos. Trans., 1853).

6. Loc. cit., p. 17 à 20.

7. Beiträge zur Anatomie von *Chiton piceus* (Zeitschr. f. wiss. zool., t. IX, 1858).

8. Ueber die Heteropoden (Zeitschr. f. wiss. zool., 1862).

9. Organisation du Dentale (Ann. Sc. nat., 4^e série, t. VI). — Anatomie des Vermes (Id., 4^e série, t. XIII). — Anatomie du Pleurobranche (Id., 4^e série, t. II). — Histoire de la Testacelle (Arch. zool. exp., 2^e série, t. V).

10. Recherches sur le *Zonites algerus* (Thèse fac. des Sc., Paris, 1874).

11. Recherches sur la Fissurelle (Arch. zool. exp., 2^e série, III bis).

12. Recherches sur le *Cyclostoma elegans* (Thèse fac. des Sc., Paris, 1887).

13. Organisation de l'Oncidie (Arch. zool. exp., 1^{re} série, X).

14. Histoire nat. des Haliotides (Arch. zool. exp., 1884).

15. Structure des organes digestifs des Poulpes (Journ. de l'Anat. et de la Physiol., t. XVII, 1881).

II

Technique.

Les procédés de technique dont je me suis servi, pour ces recherches, sont ceux employés habituellement en histologie; j'ai donc peu à y insister.

Les dissociations ont été faites dans la solution physiologique de sel commun, mais toutes les fois que je l'ai pu, je me suis servi du sang même de l'animal; voici le moyen que je recommande pour en avoir une quantité suffisante. On choisit le moment où l'animal, un escargot, par exemple, est dans sa plus grande extension et, d'un seul coup de ciseaux, on tranche sa tête près de la coquille; on renverse celle-ci et le corps de l'animal, en se rétractant fortement, exprime pour ainsi dire tout son sang qui s'accumule dans la coquille, comme dans un vase naturel. Si on a soin, dans cette opération, de ne pas blesser le manteau, on obtient un sérum très fluide et en quantité relativement considérable.

Comme fixateur, c'est le liquide de Muller qui m'a paru conserver le mieux la forme des éléments et je le préfère de beaucoup à l'alcool et au liquide de Kleinenberg qui ratatinaient plus ou moins les cellules et diminuaient toujours leur pouvoir absorbant pour les colorants. Cependant il ne faut pas y laisser trop longtemps les animaux marins; au bout d'un mois, toutes les Doris et les Philines que j'y avais placées étaient complètement pourries. Pour l'étude des fibres musculaires lisses j'ai employé avec grand avantage une méthode qui a été indiquée par mon maître, M. le docteur RETTERER : fixer les pièces par un mélange d'alcool à 36° (9 parties) et d'acide formique (1 partie), laver à grande eau, durcir par l'alcool et colorer au carmin de Grenacher; par ce procédé, les fibres lisses se colorent seules à l'exclusion du tissu conjonctif¹.

1. RETTERER, Sur la technique des fibres-cellules (*Compt. Rend. Soc. Biol.*, 18 nov. 1887).

La plupart des coupes ont été faites après inclusion dans la paraffine, suivant la méthode classique; pour les coller sur la lame porte-objet, j'ai suivi le procédé de mon maître, M. le professeur DUVAL, en insinuant entre elles et le verre une solution très faible d'eau albumineuse et en laissant sécher à l'air libre, pendant vingt-quatre heures au moins, après avoir enlevé l'excès de liquide ¹. M. DE LACAZE-DUTHIERS dit que l'inclusion dans la paraffine apétisse beaucoup les pièces et défigure les éléments; aussi conseille-t-il d'employer la colle ordinaire et la gélatine ². Je me range en partie à cette manière de voir, mais j'ai reconnu que ce n'est pas tant l'inclusion dans la paraffine qui altère les éléments, que les manipulations successives qu'on fait subir aux coupes pour les déshydrater et les monter dans le baume. Aussi j'ai bientôt abandonné ce dernier procédé et, tout en conservant la paraffine comme mode d'inclusion, j'ai monté mes coupes dans la glycérine; je n'ai pas négligé, pour cela, de contrôler mes recherches par des inclusions dans la gomme ou le collodion, d'après le procédé indiqué par M. DUVAL ³.

Les matières colorantes qui m'ont donné les meilleurs résultats sont l'hématoxyline de Bœhmer préparée depuis longtemps (cinq à six mois) et le carmin de Grenacher seul ou mieux combiné à l'éosine qui augmente beaucoup son pouvoir de pénétration. On sait combien il est difficile de conserver les colorations obtenues par le vert de méthyle; or j'ai vu, qu'en surcolorant avec l'acide picrique, on obtenait une belle couleur vert foncé, durable pendant très longtemps. Du reste j'ai souvent employé cet acide, avec grand avantage, comme deuxième colorant.

Toutes les figures qui accompagnent ce mémoire ont été dessinées à la chambre claire.

1. Pour les détails de ce procédé, voir : *Bulletin de la Soc. d'Anthrop.*, séance du 29 novembre 1888, p. 591, et M. DUVAL, *Le Placenta des Rongeurs*, Paris, 1892, p. 281.

2. H. DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire de la Testacelle (*Arch. zool. exp.*, 2^e série, t. V).

3. M. DUVAL, De l'emploi du collodion humide pour la pratique des coupes microscopiques (*Journ. de l'Anat. et de la physiol.*, 1879, p. 185), — et *Atlas d'embryologie*, Paris, 1889, p. 16.

III

Les cartilages linguaux chez l'Escargot des vignes

(*Helix pomatia*).

Les cartilages linguaux donnent attache à des muscles assez nombreux qui n'ont été considérés jusqu'ici, chez les *Helix*, qu'à un point de vue très général ¹. Dans les coupes antéro-postérieures de la masse buccale représentées par KEFERSTEIN ², par MM. VOGT et YUNG ³, et par M. RÜCKER ⁴, ces muscles sont très imparfaitement indiqués. J'ai montré précédemment, dans ce journal ⁵, qu'ils étaient au nombre de cinq principaux : un muscle pair que j'ai appelé *muscle radulaire moyen* (*m. m.*, fig. 1, 2 et 3) et trois muscles impairs : *muscle radulaire antérieur* (*m. a.*), *muscle radulaire postérieur* (*m. p.*) et *muscle papillaire* (*m. pap.*). Sans y insister ici, je rappellerai cependant que M. SEMPER ⁶ considère la plaque qui supporte la radula comme formée par trois muscles : deux symétriques, latéraux et un muscle horizontal réunissant les précédents. Les deux pédoncules ou jambages (*schenkel*) que cet auteur décrit comme unissant la partie antérieure de la papille aux deux muscles latéraux sont, pour moi, quelques-uns des faisceaux d'insertion du muscle papillaire (*m. pap.*, fig. 1). MM. VOGT et YUNG semblent partager l'opinion de M. SEMPER en écrivant : « La radule repose sur des muscles puissants qui s'unissent en arrière à l'intérieur de la

1. Si je continue à employer le mot de cartilage, c'est pour suivre tous les auteurs classiques qui appellent ainsi les organes de support de la radula; cependant je me servirai également, dans le cours de ce travail, des expressions *plaque* ou *pièces de soutien*, qui ont le grand avantage de ne rien préjuger sur la nature de ces parties.

2. Figure reproduite dans l'édition française du *Traité de zoologie* de CLAUD (fig. 844).

3. C. VOGT et YUNG, *Traité d'anatomie comparée pratique*, fig. 378.

4. A. RÜCKER, Ueber die Bildung der Radula bei *Helix pomatia*, fig. 1, pl. III (*Bericht der Oberhessischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde*, t. XXII, 1883).

5. G. LOISEL, Sur l'appareil musculaire de la radula chez les *Helix* (*Journ. Anat. et Phys.*, nov. 1892), et *Compt. Rend. Soc. Biol.*, 12 novembre 1892.

6. C. SEMPER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten (*Zeitschrift f. wiss. zoologie*, t. VIII, p. 354).

papille.... Ces muscles, ainsi que ceux de toute la paroi du pharynx, ont pour effet, en se contractant, de déplisser la radule tout en lui faisant exécuter un mouvement oscillatoire d'arrière en avant¹. » Je ne puis accepter complètement cette description; en effet, si, chez les *Helix* la plaque de soutien renferme, comme nous le verrons bientôt, beaucoup de fibres musculaires, la très grande majorité de ces fibres ont une direction perpendiculaire à l'axe de la plaque de soutien et ne peuvent donc aller se réunir à l'intérieur de la papille; ce que représentent ces auteurs, figure 378, n'est autre chose qu'une portion du muscle auquel j'ai donné le nom de muscle papillaire.

Les pièces de soutien de la radula méritent à première vue le

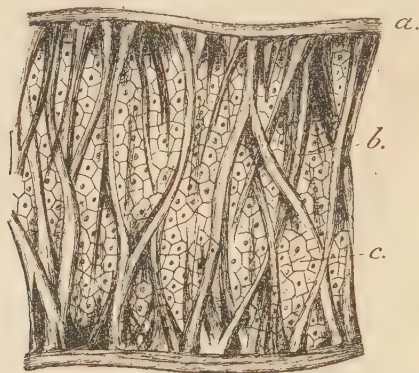


Fig. 4. — *Helix pomatia*. (Portion d'une pièce de soutien vue à un faible grossissement, coupe longitudinale.) — *a*, membrane d'enveloppe; *b*, fibres musculaires; *c*, cellules vésiculeuses.

nom de cartilages par leur aspect et leur consistance spéciales; elles ont en effet une couleur d'un blanc bleuâtre, elles reprennent leur forme quand on les ploie et font ressentir une résistance assez forte quand on veut les dissocier. Plongées dans l'eau bouillante, elles acquièrent une coloration laiteuse, alors que les muscles qui les entourent prennent l'aspect ordinaire du muscle cuit. En faisant une coupe transversale de la plaque de soutien, on obtient la figure d'un croissant dont les deux extrémités sont arrondies. Et même sans aucun réactif, il est facile de voir que ces pièces se composent d'une membrane d'enveloppe (*a*, fig. 4, et *d*, fig. 15), de faisceaux de fibres dirigés perpendiculairement à l'axe de la pièce (*b*, fig. 4, et

1. *Loc. cit.*, 1^{er} vol., p. 788.

e, fig. 15) et de nombreuses cellules vésiculeuses comprises entre ces faisceaux (c, fig. 4, et f, fig. 5).

A. — *Membrane d'enveloppe.*

Cette membrane forme une coque aux pièces de soutien, sans envoyer de prolongements dans leur intérieur; elle présente sa plus grande épaisseur dans la portion libre de ces pièces et disparaît complètement en arrière, de sorte que les dernières fibres musculaires de la pièce semblent se confondre avec les muscles qui viennent s'attacher à son extrémité. Elle est formée par une gangue fibrillaire peu nette contenant des noyaux sphériques ou légèrement ovoïdes autour desquels on peut voir, mais rarement, des restes de proto-



Fig. 5. — Jeune *Helix fructicum* (diamètre de la coquille, 4 mm. 5). Portion d'une pièce de soutien pour montrer le développement de la membrane d'enveloppe; grossissement, 840. — Mêmes lettres que pour la figure 4.

plasma (d, fig. 15). Avec le picro-carmin, elle prend une belle couleur rose et tranche alors nettement sur le reste de la pièce qui est colorée en rouge-orange; le bleu de quinoléine, réactif de la cartilageine pour M. RANVIER, la colore uniformément en bleu, sans y déceler aucun noyau violet; l'acide acétique la gonfle et la fait disparaître *entièrement*, ce qui montre bien sa nature conjonctive, et si je souligne ce point, c'est que certains auteurs, tels que MM. CLAPARÈDE ¹ et DE LACAZE-DUTHIERS ², semblent voir, dans cette membrane,

1. *Loc. cit.*, p. 164.

2. Histoire de la Testacelle (*Arch. zool. exp.*, 2^e série, V).

l'élément cartilagineux qui donne leur consistance aux pièces de soutien.

Cette membrane conjonctive ne se développe pas en même temps dans toute son étendue; pour suivre ce développement, je l'envisagerai toujours à un même endroit que j'ai choisi vers le tiers postéro-interne de la pièce, près de l'attache du muscle radulaire moyen (*m*, *m*, fig. 3). Là, sur un jeune *Helix fructicum*, long de 4 millim. ⁵ ¹, l'extrémité des faisceaux musculaires vient s'appuyer contre une membrane formée d'une seule couche de grosses cellules à aspect épithélial, à contours peu distincts sur leurs parois latérales et contenant, à leur centre, un noyau qui ressemble, comme grosseur et comme forme, aux noyaux des cellules vésiculeuses sous-



Fig. 6. — Jeune *Helix fructicum* (diamètre de la coquille, 6 millimètres). Développement de la membrane d'enveloppe; grossissement, 840.

jaçantes (fig. 5). Sur un animal long de 6 millim., on voit que les cellules, qui formaient primitivement une seule couche au-dessus des fibres musculaires, se sont divisées un grand nombre de fois de façon à former plusieurs couches stratifiées; mais elles sont devenues polygonales, se sont aplaties et on remarque qu'elles perdent peu à peu leurs contours quand on les examine de la profondeur à la surface; de plus, leurs noyaux ont diminué de volume et se sont allongés dans le sens des cellules (fig. 6).

Il est facile de passer de cet état à la forme adulte; les cellules perdent complètement leurs contours au fur et à mesure qu'apparaît la substance conjonctive; celle-ci se dispose par strates entre lesquelles on voit chez l'adulte un grand nombre de noyaux; il est rare de trouver autour de ceux-ci des restes de protoplasma et il semble que tout le corps cellulaire s'est transformé en substance

1. Cette mesure est celle du diamètre de la coquille, pris à la base du péristome.

conjonctive. Ces cellules ne deviennent donc jamais vésiculeuses à aucun moment de leur évolution.

B. — *Fibres musculaires.*

Une simple dissociation, avec addition d'acides acétique ou formique, permet de reconnaître immédiatement la nature musculaire lisse des fibres qui composent en grande partie les pièces de soutien. On doit donc s'étonner qu'un observateur aussi distingué que CLAPARÈDE ait écrit, en parlant des cartilages linguaux des Pulmonés : « On trouve ici une substance fondamentale qui contient un grand nombre de corpuscules cartilagineux.... Chez beaucoup d'autres espèces d'*Helix*, par exemple chez l'Escargot ordinaire (*Helix pomatia*), il semble que la substance fondamentale soit filamenteuse, comme chez *Pupa*, *Clausilia*, etc. C'est probablement ce que M. Lebert compare au fibro-cartilage chez *Halotis* ¹.... » On ne peut expliquer une erreur pareille que par le mode de technique employé; CLAPARÈDE faisait bouillir les cartilages dans de l'acide acétique.

Les fibres musculaires forment, dans les pièces de soutien, des faisceaux plus ou moins épais, tendus entre les deux faces supérieure et inférieure de chaque pièce, de sorte que leur direction est perpendiculaire à l'axe principal de la plaque de soutien; ils sont sensiblement parallèles entre eux, mais s'anastomosent fréquemment sur des plans différents, de sorte que leur ensemble constitue un enchevêtrement assez compliqué; la figure 4, qui représente une coupe longitudinale d'un cartilage, montre cette disposition à son maximum de complication. Les faisceaux musculaires ne sont pas entourés par une enveloppe commune, mais sont directement en rapport avec les cellules vésiculeuses que nous allons étudier; leur longueur est l'épaisseur de la pièce, c'est-à-dire qu'ils ont près d'un millimètre; leur épaisseur est variable et leur coupe transversale donne des figures très irrégulières qui dépendent de conditions purement mécaniques; en haut et en bas, ils se terminent par des extrémités élargies, coniques, qui se touchent entre elles, de sorte que les cellules arrivent rarement à la surface des pièces de soutien. Je dois signaler quelques fibres musculaires qui coupent perpendiculairement ces faisceaux, principalement en avant, au-dessous de la membrane conjonctive; mais jamais ces fibres ne forment ici

1. *Loc. cit.*, p. 164.

de véritables faisceaux comme c'est le cas chez *Helix aspersa* et beaucoup d'autres Gastéropodes.

Si on considère l'ensemble de chaque pièce de soutien, les faisceaux musculaires ont, en avant, une direction parallèle à l'axe de l'œsophage, puis ils deviennent de plus en plus obliques de haut en bas et d'arrière en avant, de sorte que les dernières fibres de la pièce peuvent être considérées comme faisant partie du muscle radulaire antérieur (voir fig. 4).

D'après la disposition de ces faisceaux et leur peu de longueur, on comprend que la dissociation de ces organes soit assez difficile, et cela malgré l'emploi des réactifs ordinaires; c'est un long séjour dans le liquide de Muller qui m'a donné les meilleurs résultats, tant au point de vue de la dissociation que de la conservation des élé-



Fig. 7. — *Helix pomatia*. (Extrémité périphérique des fibres musculaires, dessinées à l'état frais.)

ments dans leur aspect naturel. Dissociées à l'état frais, dans le sang de l'animal, les fibres musculaires ont en moyenne une longueur de deux à trois dixièmes de millimètre et une largeur de 10 à 12 μ ; leur coupe transversale donne des figures polygonales irrégulières et l'aspect en ruban, que figurent certains auteurs, me paraît tenir surtout à l'emploi des réactifs fixateurs qui les déforment toujours plus ou moins (comparer les fig. 7 et 12). Elles ont une extrémité périphérique arrondie quelquefois dilatée en massue (fig. 7) et une extrémité centrale effilée, parfois divisée en deux ou trois filaments (fig. 9), contrairement à l'opinion de M. SEMPER¹; beaucoup de

1. C. SEMPER, Zum feineren Baue der Molluskenzunge (*Zeitschrift f. wiss. zool.*, t. IX, p. 273).

fibres ont la longueur du faisceau lui-même et se terminent de part et d'autre sous la membrane conjonctive; d'autres enfin n'atteignent jamais cette membrane et ont la forme d'un fuseau effilé à ses deux bouts. Je ne leur ai pas vu nettement de sarcolemme, bien que son existence soit probable; elles sont intimement accolées entre elles sans l'intermédiaire d'aucune substance granuleuse, comme on en trouve dans les autres muscles des gastéropodes.

D'après les auteurs, la structure intime des fibres musculaires lisses serait très caractéristique, chez les gastéropodes. « La substance contractile, dit M. FOLL, constitue une gaine épaisse et réfringente autour d'un axe sarcodique granuleux, riche en glycogène, et dans le milieu duquel se trouve logé le noyau ¹. » Or on ne doit accorder à cette sorte de critérium qu'une valeur toute relative, car, outre que la disposition susdite se retrouve chez d'autres invertébrés que les mollusques (par ex. : chez l'Arénicole et la Sangsue), nous allons voir ici une disposition qui s'éloigne fréquemment de ce type.

Dans les fibres des pièces de soutien, l'existence de deux substances est presque toujours très nette : 1° une substance qui paraît à première vue homogène, mais qu'un fort grossissement permet de décomposer en fibrilles très fines, disposées parallèlement entre elles, suivant la longueur de la fibre; ce sont ces fibrilles que l'on considère comme formant l'élément contractile; 2° une substance granuleuse, beaucoup moins abondante que la précédente, et contenant parfois des granules brillants, probablement de nature graisseuse; c'est le reste du protoplasma non différencié de la cellule primitive. Souvent, en effet, la substance fibrillaire forme un manchon épais autour de la substance granuleuse (fig. 8 et 11), mais il est aussi commun de trouver la seconde rejetée sur un des côtés de la fibre (fig. 10) ou bien, le plus souvent encore, formant quelques amas irréguliers à l'extrémité arrondie de cette fibre (fig. 7). Dans tous les cas, la substance granuleuse est toujours très peu abondante par rapport aux fibrilles et est réduite en général à un amas fusiforme qui englobe le noyau; dans certaines fibres même elle m'a paru complètement absente.

Le noyau de ces fibres, étant toujours entouré de substance gra-

1. H. FOLL, Sur les muscles des Mollusques (*Compt. R. Ac. Sc.*, t. CVI, 1888, p. 306).

nuleuse, occupe, comme celles-ci, une position variable; en général il est situé au milieu de la longueur de la fibre, il est ovoïde ou en bâtonnet et sa présence occasionne parfois un renflement local de la fibre (fig. 10). Son existence me paraît liée à celle de la substance granuleuse, car, quand tout le protoplasma s'est différencié en fibrilles, je n'ai plus trouvé de noyau; je n'en ai jamais vu plusieurs dans une même fibre.

Les colorants ne m'ont donné rien de bien particulier tant qu'à la connaissance de ces fibres. Le carmin de Grenacher et l'hématoxiline les colorent très faiblement, mais ont une élection très



Fig. 8, 9, 10, 11. — Portions de fibres musculaires dessinées à l'état frais.

grande pour le noyau, dans lequel on voit quelques granulations plus foncées; le chlorure d'or colore en violet la substance granuleuse. Il est à remarquer cependant que les fibres des pièces de soutien se comportent autrement que celles des autres muscles du même animal avec certaines matières colorantes. Ainsi le picrocarmin les colore en rouge-orange alors que les muscles qui s'attachent aux cartilages prennent la coloration jaune de l'acide picrique; ce dernier, employé seul, colore moins énergiquement les premières que les secondes; le vert de méthyle agit également d'une façon différente sur les unes et les autres. D'un autre côté, M. SEMPER a déjà montré ¹ que les fibres des pièces de soutien sont

¹. *Loc. cit.*, p. 273.

toujours plus larges que celles d'une autre partie du même animal. Tous ces faits sont peut-être à rapprocher de ce que nous allons voir maintenant.

Dans le cours de ces recherches, il m'était arrivé, au début, de trouver, au milieu des fibres lisses que nous venons d'étudier, certaines fibres à striation transversale analogue à celle des muscles striés des insectes et des vertébrés; mais, imbu de cette idée classique que la véritable striation transversale n'existe chez aucun mollusque, je passais promptement, croyant à une erreur de préparation ou d'interprétation. Cependant, ayant trouvé, chez un



Fig. 12. — Fibres musculaires traitées par l'acide azotique.

Helix aspersa, de pareilles fibres si nombreuses et à aspect si net, je fus forcé d'y reconnaître de véritables fibres striées. Du reste, mes maîtres, MM. DUVAL et RETTERER, et mon ami, M. TOPSENT, professeur à l'École de médecine de Reims, auxquels je montrai de pareilles préparations, n'hésitèrent pas à partager mon opinion.

R. WAGNER est le premier, je crois, qui ait signalé, en 1835, la présence de fibres striées chez les mollusques, dans les muscles rétracteurs du pied du Pecten. Depuis cette époque, les observations se multiplièrent beaucoup et on décrivit des fibres à striation transversale ou oblique dans les muscles du siphon et du cœur des Céphalopodes (H. MULLER et KEFERSTEIN), dans la masse buccale des Céphalophores (MULLER, KEFERSTEIN, SCHWALBE, FISCHER, etc.), dans les muscles de la nageoire des Ptéropodes et des Héétéropodes (PANETH); dans les muscles rétracteurs des valves de certains Acéphales (LEBERT, WAGENER, G. SCHWALBE, etc.).

Sans vouloir faire la bibliographie complète de ce sujet qu'on trouvera

en partie dans l'Histologie comparée des Mollusques de BOLL, citée plus haut et dans les notes de MM. BLANCHARD et FOLL à l'Académie des Sciences ¹, je dirai que G. SCHWALBE décrit et figure des fibres à double striation oblique dans la masse buccale de l'*Helix* ²; que BOLL figure des fibres striées transversalement provenant du pharynx de *Neritina fluviatilis* ³; que LEBERT cite quelques faisceaux musculaires à striation transversale dans les cartilages linguaux de la Limace ⁴; que M. FISCHER parle de fibres analogues dans les muscles de la radula du *Corambe testudinaria* ⁵.

TH. W. ENGELMAN examina, à la lumière polarisée, les fibres à double striation oblique signalées par SCHWALBE et reconnut qu'elles étaient biréfringentes dans le sens de leur longueur, comme les véritables fibres lisses, alors que les fibres striées des insectes et des vertébrés présentent des parties alternativement biréfringentes et monoréfringentes. On expliqua alors cet aspect de la façon suivante. La partie périphérique de la fibre, composée de substance fibrillaire, au lieu de former un manchon continu autour de la partie centrale, granuleuse, s'est disposée en spirale autour de cet axe et l'aspect en losange provient du croisement des tours de spire, vus en partie par transparence; puis, par suite de l'action des réactifs employés, cette spirale se contracterait énormément et les tours de spire, en s'abaissant et en s'accolant entre eux, donneraient le dessin d'une striation transversale.

D'autre part, M. DOGIEL ⁶ montra que l'aspect strié, présenté par les fibres du ventricule cardiaque du *Pecten maximus*, était dû à des granulations réfringentes, probablement de nature grasseuse, qui se disposent très régulièrement autour de la fibre.

Enfin M. H. FOLL écrivait dans une note présentée à l'Académie des Sciences ⁷: « J'ai soumis toutes ces données à un contrôle comparatif, ne négligeant aucune des méthodes employées par mes prédécesseurs, et je suis arrivé aux résultats suivants :

« La véritable striation transversale n'existe chez aucun mollusque. Tous les exemples de cette structure que l'on a cru rencontrer dans cet embranchement se rapportent en réalité à des fibres à « double striation oblique », ou, pour employer un terme plus juste, à des fibres lisses enroulées en spirale. »

Si des erreurs d'interprétation ont eu lieu dans certains cas, ce qui paraît très probable, on ne saurait plus nier cependant l'exis-

1. *Compt. Rend.*, 1888, t. I.

2. Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere (*Arch. für mikrosk. Anat.*, 1869, pl. XV, fig. 30, p. 240).

3. *Loc. cit.*, fig. 17, pl. II.

4. *Loc. cit.*, p. 461.

5. *Compt. Rend. Acad. d. Sc.*, 1891, t. I, p. 304.

6. Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, XIV, 1877, p. 59, pl. V, fig. 8). — MM. FOSTER et DEW-SMITH ont fait la critique de ce travail dans les mêmes archives, 1877, p. 317.

7. Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques (*Compt. Rend.*, 1888, t. I, p. 307).

tence de véritables fibres striées transversalement, au moins dans les muscles rétracteurs des valves du Pecten, dont l'étude histologique a été faite très minutieusement par M. R. BLANCHARD ¹. Du reste, M. FOLL revient lui-même sur ses affirmations et, dans une seconde communication à l'Académie des sciences ², il admet incontestablement l'existence des fibres striées vues par WAGENER dans Lima et par BLANCHARD dans Pecten ³.

En parlant de fibres striées dans les pièces de soutien de la radula des *Helix*, je ne fais donc qu'ajouter un fait de plus à ceux que je viens de rappeler. Ces fibres ont la même largeur que les fibres lisses et présentent une alternance régulière des disques sombres et des disques clairs, sans qu'on puisse découvrir dans ces derniers, un disque mince intermédiaire. Examinés à l'état frais, ou après l'action des réactifs, les disques sont rigoureusement parallèles entre eux et coupent toujours perpendiculairement l'axe de la fibre ; on ne saurait donc expliquer cet aspect par un enroulement en spirale de la substance contractile, pas plus que par la présence de fines granulations, déposées en séries autour de la fibre, puisque j'ai signalé, plus haut, l'absence de ces granulations entre les fibres musculaires. Je n'ai jamais rencontré les fibres à double striation oblique que figure SCHWALBE dans la bouche des *Helix* et je n'ai trouvé de fibres striées transversalement que chez quelques individus, disséminées sans ordre au milieu des fibres lisses, surtout vers le sommet des pièces de soutien. Dans quelles conditions apparaissent-elles ? Sont-elles des différenciations plus complètes des fibres ordinaires, et dans ce cas quelles sont les formes de transition ? Toutes questions auxquelles il ne m'est pas permis de répondre aujourd'hui, mais que j'espère reprendre plus tard.

Dans tous les cas, la présence de fibres striées dans les muscles lisses *volontaires* des Mollusques est un fait très intéressant et à ce propos il me paraît utile de rappeler les recherches que M. H. DE VARIGNY a faites sur la contraction musculaire des invertébrés ⁴. Cet auteur a montré que les différences fondamentales qui existent, au point de vue physiologique, entre les muscles striés et les muscles

1. *Bulletin Soc. zool.*, février et mars 1888, et *Compt. Rend. Ac. Sc.*, 6 février 1888.

2. *Compt. Rend.*, 1888, t. I, p. 1178.

3. M. PH. KNOLL a fait dernièrement une communication à l'Académie des Sciences de Vienne (13 octobre 1892) sur les fibres présentant des stries doubles disposées obliquement. Je ne sais à quels résultats est arrivé ce savant.

4. *Thèse de la Fac. d. Sc.*, Paris, 1886.

lisses des vertébrés, ne se retrouvent plus chez les invertébrés. Les muscles lisses *volontaires* de ces derniers forment une transition entre les fibres à contraction rapide et brève (muscles striés volontaires) et les fibres à contraction lente et prolongée (muscles lisses involontaires).

C. — *Cellules vésiculeuses.*

Dans la région tout antérieure de la plaque de soutien, on ne trouve que des fibres musculaires, mais quand on s'éloigne de ce point, on voit bientôt apparaître de grosses cellules vésiculeuses sous forme de trainées épaisses ou de masses fusiformes qui écartent les faisceaux dans leur partie moyenne. Ces cellules sont d'autant plus nombreuses qu'on s'approche de l'extrémité postérieure des cartilages, plus nombreuses également au centre qu'à la périphérie et celles qui arrivent au contact de la membrane d'enveloppe ne présentent pas les formes intermédiaires qu'elles auraient, si elles étaient une différenciation des cellules de cette membrane (fig. 5 et 15); enfin on n'en trouve jamais dans cette dernière, ni dans le muscle horizontal qui unit les deux pièces de soutien. Elles ne sont pas réunies en groupes distincts, mais elles envahissent tous les espaces laissés libres par l'écartement des faisceaux musculaires qu'elles entourent directement de tous côtés, sans qu'on puisse découvrir aucune substance intermédiaire entre elles et ces fibres (fig. 5, 13 et 15).

La coupe d'une pièce fraîche, examinée sans aucun réactif, montre ces cellules comme des blocs de matière amorphe, complètement transparente, limités par des contours très nets, contenant un gros noyau sphérique et quelquefois une ou plusieurs masses granuleuses près de ce noyau; en somme, elles ressemblent complètement aux cellules qui composent le nodule sésamoïde du tendon d'Achille de la grenouille. Leur forme est celle de polygones irréguliers, intimement accolés entre eux; sur certaines coupes, elles paraissent sphériques, se recouvrant dans une petite étendue par des lignes courbes, mais cet aspect tient à l'obliquité de leurs faces de contact et à l'épaisseur de la coupe. Leurs dimensions varient: leur diamètre moyen est de 15 à 20 μ , celui de leur noyau de 3 à 4 μ .

L'acide acétique éclaircit la préparation de façon à rendre les élé-

ments peu distincts : la membrane conjonctive disparaît complètement, les fibres sont gonflées et confondues les unes dans les autres, les cellules paraissent peu altérées, seulement le noyau se rétrécit de moitié. L'acide osmique teint les fibres en gris jaunâtre, dessine un peu mieux les cellules, mais n'y dévoile aucune granulation graisseuse. Les acides sulfurique et chlorhydrique, de même que la potasse en solution forte, altèrent rapidement les

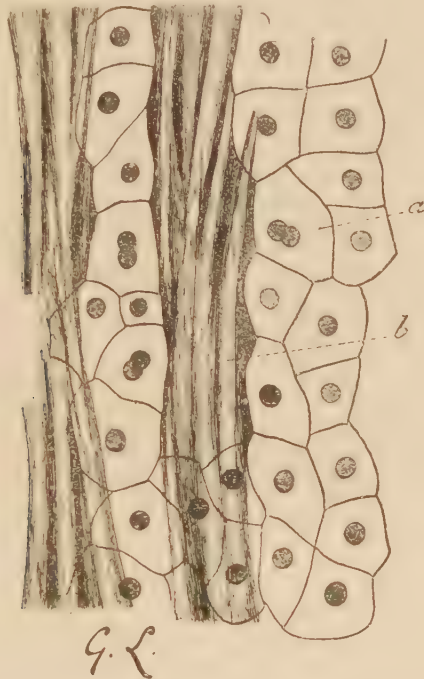


Fig. 13. — *Helix pomatia*. Cellules vésiculeuses des pièces de soutien, traitées par l'acide picrique (grossissement, 600). — *a*, cellule en voie de division; *b*, fibres musculaires.

cellules et les détruisent complètement. L'iode les colore uniformément en jaune clair, ce qui indique l'absence de toute matière glycogène.

La substance qui remplit presque complètement ces cellules est claire, transparente et ne fixe que très faiblement les matières colorantes; elle est liquide, car dans les dissociations, alors que les cellules sont crevées, elle se répand comme de l'eau, entraînant avec elle les noyaux et les masses de protoplasma qu'elle peut contenir;

sous l'action de l'aiguille, on voit se former un nuage légèrement bleuâtre qui s'étend peu à peu dans le liquide ambiant ¹. Cependant la consistance de cette substance me paraît être un peu plus grande pendant l'été que pendant la période d'hibernation où les cartilages sont beaucoup plus mous. Je ne saurais dire quelle est sa composition chimique; l'acide osmique et l'iode nous ont montré qu'il n'y entre ni graisse, ni glycogène; par la chaleur, je n'y ai pas vu les coagulums caractéristiques de l'albumine; la cochenille, qui colore en bleu les cellules contenant des sels métalliques ou alcalino-terreux et en vert les glandes et leurs sécrétions, ne m'a jamais



Fig. 14. — *Helix pomatia*. Cellules vésiculeuses traitées par le liquide de Muller (grossissement, 1050).

donné qu'une coloration rouge semblable à celle obtenue par le carmin de Grenacher.

Dans beaucoup de cellules vésiculeuses, on voit au milieu de cette substance liquide quelques granulations formant parfois des masses plus ou moins abondantes qui se colorent assez bien (fig. 14); ce sont probablement les restes du protoplasma primitif. Chaque cellule renferme un beau noyau sphérique dont la périphérie se colore toujours plus fortement que le centre; il est situé en général au milieu de la cellule, mais sa position n'a rien de fixe; on n'y voit pas de nucléole, seulement un grand nombre de

¹. Ce nuage n'est pas produit par le sang que pourraient contenir les pièces de soutien, car, avant de les dissocier, j'ai eu soin de les laisser pendant quelques minutes entre deux feuilles de papier buvard.

fines granulations chromatiques qui se réunissent quelquefois en une masse centrale.

Dans toutes les dissociations que j'ai faites, j'ai cherché vainement à trouver une membrane à ces cellules. Je n'ai jamais obtenu de cellules complètement séparées et restées entières, mais toujours des noyaux épars, le plus souvent nus ou entourés d'une masse irrégulière de matière amorphe, se colorant légèrement en violet par l'hématoxyline, en bleu par le bleu de quinoléine. Sur les coupes, le contour des cellules se colore très bien par toutes les matières colorantes, ce qui donne, à première vue, l'apparence d'une membrane, mais les plus forts grossissements ne m'ont jamais montré de double contour à cette prétendue membrane. Dans la grande majorité des cas, ces cellules ne sont donc limitées chez l'adulte que par leur propre masse qui présente à la périphérie une condensation particulière, et jamais il n'existe de substance fondamentale intercellulaire. Cependant j'ai trouvé parfois des cellules qui présentaient nettement une membrane d'enveloppe et la figure 14 montre un groupe de cellules entourées en partie par une coque qui présente deux épaississements assez considérables. Je ne sais si cette production est un effet de l'âge ou la suite de l'hibernation; c'était un fait à noter, car il nous montre la tendance qu'ont ces cellules à s'entourer d'une membrane, de la même façon que les corpuscules graisseux sécrètent une pellicule d'enveloppe, une fois qu'ils ont produit toute leur huile.

Je n'ai jamais vu la multiplication endogène de ces cellules comme la décrit et la figure CLAPARÈDE chez *Helix carthusianella*¹. C'est au commencement de l'année, vers le mois de février ou de mars par exemple, qu'il faut prendre les animaux pour pouvoir observer cette multiplication. Sur des préparations fixées par l'acide picrique en solution saturée, colorées par le carmin de Grenacher ou l'hématoxyline, on voit beaucoup de cellules contenant deux noyaux, séparés parfois très nettement par une paroi de nouvelle formation; d'autres où les noyaux sont en train de se diviser (fig. 13) : ils s'allongent, prennent la forme d'un biscuit et s'étrangent peu à peu à leur milieu où apparaît bientôt une ligne de division très nette. Dans ces différents stades, la matière chromatique est toujours restée sous forme de granulations éparses au

1. *Loc. cit.*, p. 164, fig. 17.

milieu de la masse nucléaire et ne présente aucune ordonnance spéciale. Je n'avais pas à rechercher de dispositions particulières dans le corps cellulaire, puisque le protoplasma est ici à peine représenté par quelques grains et que les cellules, en se divisant, restent toujours à l'état vésiculeux. Je sais qu'on tend de plus en plus, aujourd'hui, à considérer la karyokinèse comme le seul mode de division cellulaire¹; c'est pourquoi je ne veux pas insister sur ce point, n'ayant pas fait une étude spéciale de cette division; j'ai décrit et figuré seulement ce que j'avais vu, me réservant de reprendre plus tard cette question qui présente en ce moment un grand intérêt.

D. — *Discussion sur la nature des cellules vésiculeuses.*

Nous pouvons maintenant résumer cette longue description en disant que les cartilages linguaux ou pièces de soutien de la radula, sont formés essentiellement, chez *Helix pomatia*, par du tissu musculaire entre les fibres duquel se trouvent un grand nombre de cellules vésiculeuses nues, accolées intimement les unes aux autres et pouvant sécréter, dans certains cas, une membrane d'enveloppe. Une question se pose maintenant. Quelle est la nature de ces cellules et, tout d'abord, sont-ce bien des éléments cartilagineux, comme le veulent tous les auteurs qui ont écrit sur cette question?

« Le tissu cartilagineux est caractérisé essentiellement, dit M. RANVIER, par une substance intercellulaire ou par des capsules péricellulaires... se colorant faiblement par l'iode et qui donnent naissance, par l'ébullition, à un produit que l'on nomme la *chondrine*.... Les cellules n'ont aucun caractère spécial et ne peuvent être définies que par la propriété qu'elles ont de faire autour d'elles de la substance cartilagineuse.... Quand elles ont un développement très actif, comme dans les couches d'ossification et dans les chondromes, elles contiennent de la matière glycogène. Lorsque, au contraire, leur développement est arrêté et qu'elles sont devenues fixes, on y observe de la graisse². »

Les cellules, elles seules, ne peuvent donc servir à déterminer le cartilage; cependant, outre qu'elles ont cette propriété de sé-

1. Voir, sur ce sujet, KÖLLIKER, *Traité d'Histologie*, 6^e éd. (en allemand), p. 62 et suiv.

2. RANVIER, *Traité d'Histologie*, 2^e éd., p. 246.

créter de l'huile ou du glycogène à leur intérieur, elles présentent cette différence avec les cellules conjonctives qu'elles résistent aux acides sulfurique et chlorhydrique (VIRCHOW) et à la potasse (DONNERS et MULDER).

Or nous ne pouvons appliquer rien de ce qui précède aux cellules qui nous occupent; elles ne contiennent ni glycogène, ni graisse, elles sont détruites immédiatement par les acides chlorhydrique et sulfurique et par les alcalis, elles ne sécrètent pas entre elles de substance cartilagineuse et la membrane qu'on observe parfois rappelle un processus analogue à celui qui existe dans les cellules conjonctives lorsqu'elles deviennent graisseuses ¹.

J'avais commencé ces recherches par soumettre les cartilages linguaux de l'Hélix à la coction, mais je n'avais obtenu que de la gélatine. C'était un fait à prévoir, étant donné le grand nombre de fibres musculaires qui existent dans ces organes, sachant de plus que la chondrine est produite par la substance fondamentale et non par les cellules. Et puis, si cette réaction peut servir à caractériser les cartilages adultes des Vertébrés, il ne faudrait pas en faire la caractéristique absolue du tissu cartilagineux. J. MÜLLER ² et VALENCIENNES ³ ont soumis à la coction les cartilages qu'on trouve chez les Mollusques, principalement chez les Céphalopodes, et ils n'ont obtenu que de la gélatine. On sait, d'autre part, que certains tissus conjonctifs, tels que la cornée, donnent de la chondrine, en les traitant par l'eau bouillante.

En admettant les idées de M. RANVIER, il est donc impossible de considérer ces cellules vésiculeuses comme étant de nature cartilagineuse. Mais quelques histologistes donnent une extension autrement grande au cartilage. M. KÖLLIKER ⁴ le divise en deux grands groupes, suivant l'absence ou la présence de substance fondamentale; dans le premier groupe (*cartilage celluleux*), il fait rentrer : la chorde dorsale, le cartilage du tendon d'Achille de la grenouille, les cartilages des Annélides, des Mollusques céphalophores, des Limules, etc. Cette nouvelle conception, dans laquelle la cellule

1. Les cellules de la notocorde et celles du nodule sésamoïde du tendon d'Achille de la Grenouille, qui sont bien entourées d'une membrane, ne sont pas pour M. Ranvier des cellules de cartilage. Du reste la capsule cartilagineuse manquant très souvent, chez les animaux, il ne reste, pour cet auteur, comme seul critérium du tissu cartilagineux, que la présence de la cartilagine.

2. Cité par LEYDIG, *Traité d'Histologie*, éd. franc., p. 183.

3. *Loc. cit.*, p. 522.

4. *Loc. cit.*, p. 111.

caractériserait à elle seule le tissu cartilagineux, nous permettrait donc de ranger les cellules vésiculeuses parmi les éléments cartilagineux. Cependant nous les considérerons comme des cellules conjonctives, de même nature que celles qu'on rencontre dans tous les muscles des animaux, mais présentant ici une forme spéciale en rapport, soit avec leur fonction, soit avec la constitution même du tissu conjonctif de l'animal auquel elles appartiennent.

Certes, en s'en tenant à l'étude de l'*Helix pomatia*, ce serait là une assertion purement gratuite, mais nous allons voir, dans les pièces de soutien de certains Gastéropodes, ces cellules perdre peu à peu leur état vésiculeux et ressembler complètement aux cellules conjonctives ordinaires. D'autre part, en étudiant le tissu conjonctif, dans les muscles de Gastéropodes, en général, nous verrons que cet état vésiculeux des cellules n'est pas un fait isolé, mais qu'il se rencontre dans beaucoup d'autres muscles, soit à l'état embryonnaire, soit à l'état adulte.

Devons-nous enfin accorder une grande importance aux caractères physiques de ces pièces de soutien qui rappellent beaucoup, en effet, ceux du cartilage? Nullement, car nous verrons ces caractères disparaître chez certains Pulmonés, malgré la présence de grosses cellules vésiculeuses. Et puis, chez *Helix pomatia* lui-même, nous trouvons des muscles (muscle radiculaire postérieur, muscle columellaire en partie, muscle de soutien de la mâchoire) qui présentent la même couleur blanchâtre, parfois la même consistance et peut-être la même structure. Je ne veux pas insister ici sur ces muscles, car nous en reparlerons bientôt.

IV

Les cartilages linguaux chez quelques espèces de Gastéropodes.

Dans les autres espèces du genre *Helix* que j'ai étudiées (*H. aspersa*, *H. fruticum*, *H. hortensis*, etc.), je n'ai trouvé de différences notables, avec ce que nous connaissons, que dans l'état vésiculeux des cellules. Chez *Helix pomatia*, toutes les cellules étaient pleines de liquide et le protoplasma primitif était ou absent ou représenté par quelques rares amas granuleux. Ici, en particulier chez *Helix aspersa*, un très grand nombre de cellules sont complètement remplies par un protoplasma finement granuleux et il est facile de trouver tous les états intermédiaires entre ces cellules et celles où le protoplasma s'est entièrement liquéfié (fig. 15). J'ajouterai, pour être complet, qu'on trouve dans les pièces de soutien de ces *Helix*, mais en avant seulement, de nombreux faisceaux musculaires longitudinaux qui se terminent en arrière vers le milieu de l'organe.

Chez le Planorbe corné (*Planorbis corneus*), les pièces de soutien sont colorées en rouge brun et ont la même structure générale que celles des *Helix*; cependant les fibres musculaires y sont beaucoup moins nombreuses; les cellules vésiculeuses qui forment la plus grande partie de ces organes, sont entourées par une membrane nettement accusée, se plissant sous l'influence des réactifs, à la manière des fibres élastiques.

Chez la Paludine vivipare (*Paludina vivipara*), le nombre des fibres musculaires est encore plus restreint et les pièces de soutien ne sont plus guère formées que par les mêmes grosses cellules à membrane visible.

LEYDIG, dans sa monographie de la Paludine ¹, ne parle pas de cartilages linguaux et il écrit même, page 190, qu'on ne trouve rien, chez cet animal, qui ressemble à du cartilage.

1. LEYDIG, Ueber *Paludina vivipara* (*Zeits. für wiss. Zool.*, t. II, 1850).

Pour M. SEMPER, les cartilages linguaux des Limaces ne seraient formés que de fibres musculaires, alors que les cellules cartilagineuses commenceraient à apparaître dans le genre *Arion*. Dans les deux espèces que j'ai étudiées (*Limax agrestis* et *Arion rufus*), je n'ai trouvé aucune différence dans la structure de ces organes. Chez ces animaux, l'ensemble du bulbe et de la plaque de soutien

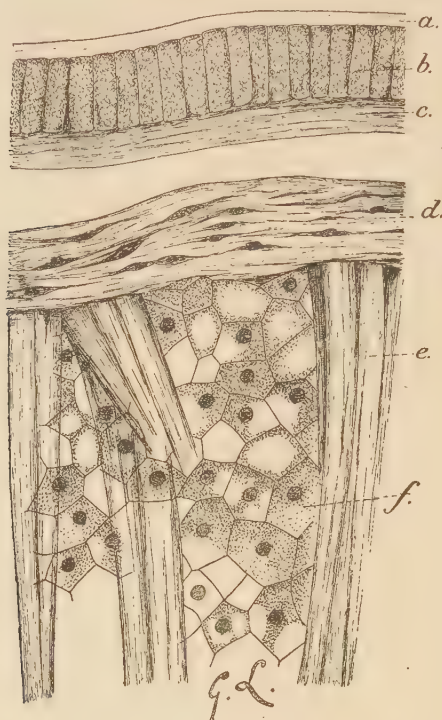


Fig. 15. — *Helix aspersa*. Structure des pièces de soutien de la radula traitées par l'acide picrique (grossissement, 600). — a, cuticule; b, épithélium buccal; c, couche conjonctive; d, membrane d'enveloppe de la pièce; e, fibres musculaires; f, cellules.

rappelle tout à fait ce que nous avons vu chez *Helix pomatia*, seulement le muscle radulaire postérieur n'est plus représenté que par deux minces faisceaux qui partent, en avant, de chaque côté du bulbe. Les fibres musculaires qui composent les pièces de soutien sont en plus grand nombre que dans le genre *Helix* et beaucoup de faisceaux ont encore ici une direction longitudinale. Les cellules qui existent également entre ces faisceaux ne sont plus vésiculeuses; tassées les unes contre les autres, elles ont une forme

irrégulière et sont complètement remplies par un protoplasma peu granuleux, avec un gros noyau central plus ou moins arrondi (fig. 16); toute leur masse se colore uniformément sans qu'il y ait d'élection spéciale pour leur contour, leurs limites sont parfois difficiles à voir et les faisceaux musculaires sont alors séparés par des colonnes de protoplasma contenant de nombreux noyaux; ces cellules sont donc manifestement nues.

Chez la Lymnée des étangs (*Lymnea stagnalis*), la forme de la masse buccale s'éloigne un peu de ce que nous connaissons; la papille formatrice de la radula ne fait plus saillie à l'extérieur, elle

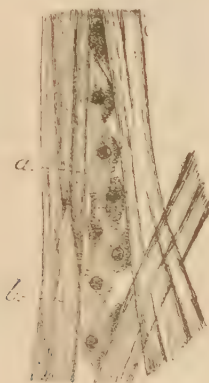


Fig. 16. — *Limax agrestis*. Éléments des pièces de soutien de la radula (grossissement, 150). — a, cellules conjonctives; b, fibres musculaires.

est logée entre les deux pièces de soutien et cachée en partie par le muscle radulaire moyen qui a la même disposition générale que chez *Helix pomatia*; le muscle radulaire antérieur est une mince lame triangulaire dont le sommet répond à l'entrée de l'artère pharyngienne dans le bulbe et dont les faisceaux divergent en éventail, en partant de ce point, pour aller se perdre dans les lèvres; quant au muscle radulaire postérieur, il n'est plus représenté que par quelques petits faisceaux assez difficiles à voir. L'ensemble de la plaque de soutien est le même que chez l'Escargot, mais les deux pièces dont elle se compose sont plus indépendantes l'une de l'autre et présentent une coloration brun rougeâtre qui ne rappelle plus en rien celle du cartilage.

La structure de ces cartilages linguaux ressemble beaucoup à ce qu'on a vu chez *Helix aspersa*. Le plus grand nombre des fibres

musculaires n'ont pas de noyau, ou du moins je n'ai pu le voir que rarement en employant l'acide acétique et les divers colorants; il semble également que la substance granuleuse soit beaucoup moins abondante que la substance fibrillaire; ces fibres se terminent à la périphérie des pièces par une partie élargie, comme chez les *Helix*, mais ici cette extrémité est irrégulière, formant parfois une sorte de petite brosse; cet aspect est dû à ce que les fibrilles s'isolent entre elles, s'individualisent pour ainsi dire à ce niveau (fig. 17). Entre ces fibres, on voit des masses granuleuses, pigmentées en



Fig. 17. — *Lymnea stagnalis*. (Extrémité périphérique des fibres musculaires.)

noir, et de grandes cellules irrégulières avec un noyau sphérique à leur centre; leur contenu est formé de granulations protoplasmiques disséminées irrégulièrement au milieu d'une substance liquide, transparente, qui ne prend pas les colorants.

La Lymnée des étangs est le seul Mollusque sur lequel j'ai pu suivre le développement des éléments qui composent les pièces de soutien. Il eût été beaucoup plus intéressant de faire cette étude sur des animaux où on trouve de véritables cellules cartilagineuses, comme chez le *Buccin*, par exemple, mais je ne suis pas resté assez longtemps au bord de la mer, et, du reste, je n'ai pu y aller à une époque favorable pour pouvoir me procurer des embryons. Comme les Lymnées pondent tous les quatre ou cinq jours pendant la plus grande partie de l'année, on est bientôt pourvu de plusieurs cor-

dons d'œufs que ces animaux déposent le long des plantes ou sur les parois de l'aquarium. L'incubation dure en moyenne vingt jours; l'éclosion de tous les œufs contenus dans un même cordon demande deux à trois jours; on met les jeunes *Lymnées* dans du liquide de Muller qui les fixe très bien et a le grand avantage de dissoudre complètement la partie calcaire de la coquille, ne laissant que la partie chitineuse, laquelle conserve la forme de cette coquille sans nuire en rien à l'inclusion dans la paraffine et aux coupes ultérieures.

La radula apparaît de très bonne heure, chez l'embryon, sous forme d'une dépression en cul-de-sac de la paroi inférieure de

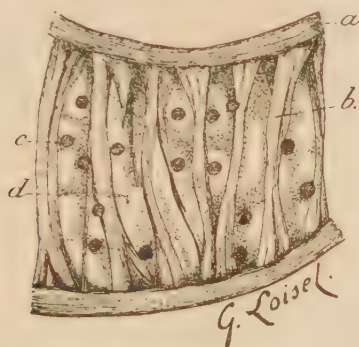


Fig. 18. — *Lymnea stagnalis*, âgée de quinze jours. (Coupe transversale d'une pièce de soutien.) — *a*, membrane d'enveloppe; *b*, fibres musculaires; *c*, noyaux disséminés au milieu du protoplasma; *d*, vacuoles remplies d'un liquide transparent.

l'œsophage¹; quelques jours avant la formation de la coquille, il est facile de l'étudier en ouvrant la coque de l'œuf avec de fines aiguilles; elle se montre alors sous forme d'une bande longue et étroite, de couleur jaunâtre, supportée par un tissu formé de petites cellules, finement granuleuses, semblables à celles qui constituent le mésoderme. De ces cellules, les unes s'allongeront pour former peu à peu des fibres musculaires, les autres grossiront, deviendront sphériques et on verra bientôt apparaître, à l'intérieur de leur protoplasma, une substance liquide, incolore et transparente qui les rendra plus ou moins vésiculeuses.

1. Voir H. FOLL, Développement des Gastéropodes pulmonés (*Arch. zool. exp.*, t. VIII, 1879-1880), — et RABL, Die Ontogenie der Süßwasser pulmonaten (*Ienaische Zeitschr.*, t. IX, 2^e livr., mai 1875).

La jeune Lymnée, sortant de l'œuf, a une longueur de 1 millimètre 5 et sa coquille présente déjà trois tours de spire; l'appareil radulaire est complètement constitué : les fibres musculaires ne renferment guère qu'une substance granuleuse avec quelques fibrilles à la périphérie, les cellules sont encore complètement protoplasmiques et leurs contours ne sont pas apparents. Quinze jours après l'éclosion, les Lymnées ont une longueur de 4 millimètres; les cellules des pièces de soutien ont sécrété la substance liquide qui les rend vésiculeuses, quelques-unes paraissent nettement limitées, mais le plus grand nombre ne le sont pas encore et les noyaux apparaissent comme disséminés dans une masse de protoplasma creusé de nombreuses lacunes (fig. 18).

M. CLAPARÈDE est le seul, je crois, qui se soit occupé du développement histogénique des cartilages linguaux, à propos de la Nérítine fluviale. « Primitivement, les cartilages de la langue, chez les embryons, se composent de cellules accolées les unes aux autres, d'une dimension de 0^{mm}02 à 0^{mm}08 et ayant une grande ressemblance avec les cellules qui composent tout le parenchyme du manteau embryonnaire; peu à peu ces cellules se changent en grosses cellules cartilagineuses ¹.... »

La *Lymnea glutinosa* est un petit Mollusque à coquille mince et transparente qui présente cette curieuse propriété de pouvoir recouvrir sa coquille au moyen d'une expansion de son manteau. Ses cartilages linguaux ne méritent certainement pas le nom de cartilages, car rien, dans leur aspect, ni dans leur consistance, ne les fait différer des muscles ordinaires; il est facile de se rendre compte de leur structure sans aucune préparation pour ainsi dire : les enlever, les étendre sur une lame de verre et les recouvrir d'une lamelle suffisent pour constater l'existence de grosses cellules vésiculeuses, formant, à la surface, un dessin polygonal, et, entre elles, la coupe optique des faisceaux musculaires; au-dessus, enveloppant les pièces de soutien, on voit une membrane très mince et transparente, mais chargée de nombreuses granulations de pigment noir. Les cellules sont peu nombreuses et petites dans la partie moyenne du fer à cheval; elles augmentent de nombre et de grosseur au fur et à mesure qu'on s'approche de l'extrémité postérieure des pièces; pour peu qu'on presse la lamelle avec la pointe d'une aiguille, elles se crèvent, perdent tout contour et laissent échapper une substance

¹. *Loc. cit.*, p. 161.

fluide qui entraîne avec elle de beaux noyaux sphériques, contenant un seul nucléole très net et très réfringent; ce liquide ne renferme ni graisse, ni glycogène, mais il est coloré assez fortement par la solution iodo-iodurée de M. RANVIER.

L'étude de cette Lymnée nous montre donc des pièces de soutien qui ressemblent complètement aux muscles ordinaires du même animal, bien qu'elles renferment un grand nombre de cellules vésiculeuses. Chez un petit Gastéropode d'eau douce, *Ancylus fluviatilis*, je n'ai trouvé dans ses cartilages linguaux que des fibres musculaires avec quelques masses pigmentaires, mais comme ceci est en désaccord avec la description de M. CLAPARÈDE je ne veux rien affirmer en ce moment, d'autant plus que le seul individu que j'ai pu observer avait séjourné pendant très longtemps dans l'alcool et était assez mal conservé. Dans tous les cas, ces deux derniers types nous amènent directement à parler d'un autre Mollusque, la *Tritonia Hombergii*, où les pièces de soutien ont, en même temps, l'aspect et la structure d'un muscle ordinaire.

Chez ce Nudibranche, le bulbe buccal comprend en étendue près de la moitié de la masse viscérale; pour découvrir la radula, il faut le sectionner circulairement au-dessous et le long d'une saillie en boudin qui court tout autour du bulbe; cette saillie est formée par les mâchoires que l'on peut reconnaître à leur consistance en les touchant à travers les téguments avec la pointe d'un scalpel ou d'une pince.

Les tissus s'écartant pour ainsi dire d'eux-mêmes, on obtient, par cette opération, deux segments dont l'inférieur, resté attaché au corps, a l'aspect d'une semelle de soulier et présente une fente longitudinale qui est la bouche; on renverse le segment supérieur, de beaucoup le plus considérable, et on écarte les deux mâchoires qui sont très développées, de couleur jaune brun, et dont la forme rappelle, suivant la comparaison de CUVIER, les ciseaux avec lesquels on tond les moutons; on aperçoit alors une masse sphérique qui est la partie antérieure de la radula. La forme de la plaque qui supporte celle-ci s'éloigne du type habituel que nous avons vu jusqu'ici; c'est une masse musculaire, bilobée, cordiforme, dans laquelle on ne trouve aucune apparence de cartilage. Les coupes microscopiques n'y montrent, en effet, que des fibres musculaires se colorant en orange par le picro-carmin et en violet pâle par le vert de méthyle; à la périphérie, vers le milieu de cette masse, on voit une

épaisse couche de fibres longitudinales très serrées, sur laquelle repose l'épithélium buccal; aux extrémités, cette couche est dissociée en faisceaux nettement séparés, circonscrits par des fibres circulaires ou obliques, s'entre-croisant entre elles. Le centre de la masse est occupé par des fibres transversales, non réunies en faisceaux, mais plongées dans une substance granuleuse, plus ou moins abondante, dans laquelle l'hématoxyline décèle la présence de petits noyaux sphériques.

Le tissu conjonctif dans les muscles des Gastéropodes.

L'étude des cartilages linguaux nous a montré chez *Helix pomatia*, *Planorbe* et *Paludine*, des fibres musculaires et des cellules vésiculeuses parfois entourées d'une membrane; chez *Helix aspersa* et *Lymnea stagnalis*, nous avons vu ces cellules se charger de granulations protoplasmiques de plus en plus abondantes; chez l'*Arion* et la Limace, elles nous ont paru complètement protoplasmiques et nues et enfin, chez *Tritonia Hombergii*, on a vu qu'elles étaient remplacées par des masses protoplasmiques diffuses, nucléées, disséminées au milieu d'un grand nombre de fibres musculaires.

Nous avons rattaché ces différents aspects à des différenciations plus ou moins avancées des cellules conjonctives, mais, pour que cette relation soit bien évidente, nous devons étudier maintenant la manière dont se comporte le tissu conjonctif dans les autres muscles des Gastéropodes.

Lorsqu'on envisage l'ensemble du tissu conjonctif chez les Mollusques, on voit qu'il présente toutes les formes différentes qu'on rencontre chez les Vertébrés, à l'exception peut-être des fibres élastiques dont l'absence a été signalée par FR. BOLT¹. Pour s'en tenir à un des éléments de ce tissu, la cellule, deux formes principales paraissent prédominer : chez les Ptéropodes et les Gastéropodes, on trouve des grosses cellules arrondies en général, dont le contenu est formé de sérosité transparente, de mucus ou d'albumine, avec très peu de protoplasma; chez les Céphalopodes, au contraire, ces cellules sont petites, étoilées, à prolongements ramifiés nombreux et remplies complètement par un protoplasma granuleux. Le tissu conjonctif est relativement peu abondant chez ces animaux, du moins en tant que substance unissante des organes; on ne le trouve bien développé que dans le derme, le pied et autour du cœur et encore ses éléments se confondent-ils souvent avec ceux du tissu musculaire. Les muscles des Gastéropodes se composent de fibres en général fusiformes, souvent très longues,

1. *Loc. cit.*, p. 102.

accollées intimement entre elles ou séparées par de fines granulations sur l'origine desquelles les auteurs ne disent rien. Voilà le plus qu'on peut trouver dans les ouvrages classiques, au sujet de la distribution du tissu conjonctif des Mollusques ; une étude spéciale de certains muscles va nous permettre de pousser plus loin cette analyse.

Dans le muscle columellaire de l'*Helix pomatia* qui rattache le pied de l'animal à sa coquille, les fibres sont disposées par nappes ou plans superposés sans qu'on puisse y reconnaître, en arrière du moins, de faisceaux secondaires. Dans les parties antérieures de ce muscle, les fibres paraissent intimement accollées entre elles, mais quand on arrive près de la columelle, on voit entre elles, sur des



Fig. 19. — Jeune *Helix fructicum* (diamètre de la coquille, 4 mm. 5). — Portion du muscle radulaire moyen; grossissement, 840. — Cette figure de même que les deux suivantes montrent l'évolution du tissu conjonctif dans les muscles des Gastéropodes.

coupes transversales, des espaces stellaires remplis par un protoplasma contenant quelquefois un noyau plus ou moins arrondi; d'un autre côté, les coupes obliques montrent la présence de lames protoplasmiques séparant les différents plans musculaires les uns des autres. Cette description, qui serait celle de plusieurs autres muscles que j'ai étudiés, nous montre que le tissu conjonctif est représenté, dans les muscles adultes, par des masses plasmodiales contenant de nombreux noyaux. En suivant le développement de certains muscles, j'ai vu quelques faits qui ne rentrent peut-être

pas dans la règle générale, mais qui sont toutefois très intéressants pour le sujet qui nous occupe.

Chez un *Helix fructicum* long de 4^{mm} 5¹, le muscle radulaire moyen se montre composé de fibres musculaires peu nombreuses relativement à l'état adulte, et formées presque uniquement de substance granuleuse, les fibrilles n'apparaissant que sous forme d'une mince bande latérale. Entre ces fibres on voit un grand nombre de cellules à contour mal défini, formant des masses protoplasmiques fusiformes, contenant de gros noyaux sphériques (fig. 19). Un peu plus tard, ces cellules s'arrondissent, deviennent plus distinctes, sans qu'on puisse y reconnaître une membrane, mais

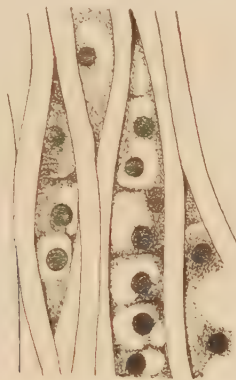


Fig. 20. — Jeune *Helix fructicum* (diamètre de la coquille, 4 mm. 5). Portion du muscle horizontal qui réunit les deux pièces de soutien (grossissement, 840).

on remarque que leur protoplasma sécrète à son intérieur un liquide encore peu abondant (fig. 20)².

Sur un animal long de 6^{mm}, les fibres musculaires se sont multipliées énormément et la substance centrale granuleuse est moins abondante; les grosses cellules ont disparu pour la plupart ou du moins ne sont plus représentées que par des noyaux situés entre les fibres et accolés contre elles. Mais cependant on peut voir, de place en place, les fibres s'écarter pour loger des amas fusiformes de cellules qui sont devenues vésiculeuses et ressemblent alors

1. Voir la note, page 14.

2. Cette différenciation se faisant plus vite sur le muscle horizontal de Sempér qu'un les deux pièces de soutien, on peut voir ces deux stades différents sur le même animal (voir fig. 19 et 20).

complètement aux cellules vésiculeuses des pièces de soutien (fig. 21).

Chez l'adulte, ce muscle radulaire moyen présente la structure générale que j'ai décrite pour le muscle columellaire; les fibres sont très rapprochées l'une de l'autre, séparées parfois, mais rarement, par des noyaux entourés d'un peu de protoplasma finement granuleux qui semble fuser entre les fibres. Telle est certainement

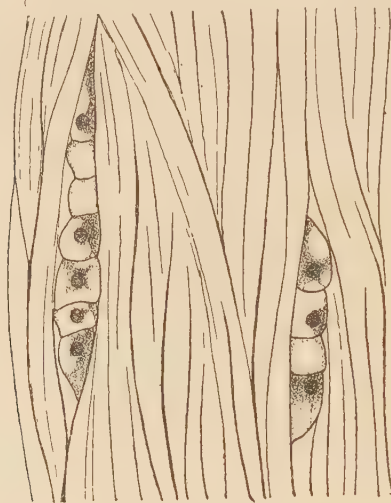


Fig. 21. — Jeune *Helix fructicum* (diamètre de la coquille, 6 millimètres).
Portion du muscle radulaire moyen; grossissement, 600.

l'origine de ce que des histologistes, tels que LEBERT, ont décrit sous le nom de *substance intermédiaire granuleuse*.

Nous voyons donc, dans les muscles des Gastéropodes, les éléments conjonctifs qui séparent les fibres, prendre la forme de cellules vésiculeuses à un certain moment de leur évolution; je vais montrer maintenant ces mêmes cellules vésiculeuses persister à l'état adulte dans d'autres muscles.

Chez la Lymnée, la paroi supérieure de la cavité buccale, contre laquelle s'appuient les trois mâchoires, présente un épaissement notable produit par le grand développement des faisceaux musculaires qui s'entrecroisent en divers sens, mais ici l'aspect ne diffère en rien de celui des autres muscles du même animal. Chez l'Escargot, au contraire, cette région rappelle beaucoup, à la vue, les

pièces de soutien de la radula; elle forme une plaque trapézoïde qui se termine insensiblement en arrière vers l'entrée de l'œsophage dans le pharynx et qui donne attache, en avant, à un muscle large et très mince qui va se perdre dans les téguments des lèvres; c'est au-dessous du bord antérieur de cette plaque que se trouve la mâchoire. Une coupe transversale de cette région, chez un animal adulte, traité par le liquide de Muller, montre une sorte de quadrillage formé par l'entrecroisement à angle droit de nombreux faisceaux musculaires; une couche épaisse de fibres transversales double et supporte l'épithélium buccal; au-dessus, les faisceaux s'écartent pour loger entre eux des amas de grosses cellules qui sont de plus en plus nombreuses au fur et à mesure qu'on s'élève. Ces cellules ont la même forme, la même grosseur et la même constitution que les cellules vésiculeuses des pièces de soutien de la radula; elles sont presque complètement remplies par une matière transparente qui ne se colore par aucune substance; leur protoplasma n'est plus représenté que par une mince bande homogène située à la périphérie de la cellule et contenant toujours un beau noyau sphérique.

Comme dans les pièces de soutien, le contour de ces cellules se colore énergiquement, mais il est difficile d'y reconnaître une membrane véritable surtout dans les dissociations.

Le muscle columellaire du Buccin nous présente en partie les mêmes formations. Dans sa plus grande étendue, il a une structure analogue à celle du même muscle de l'*Helix pomatia*, mais, en arrière, au niveau de son attache à la columelle, on constate entre les fibres, la présence d'amas plus ou moins nombreux de grosses cellules polygonales, accolées intimement les unes aux autres et remplies par un liquide transparent; le noyau est toujours placé dans une mince bande protoplasmique qui forme la périphérie de la cellule.

En résumé, le tissu conjonctif est très peu développé dans les muscles des Gastéropodes; il y est représenté en général par des granulations peu abondantes entourant souvent des noyaux, éléments qui paraissent provenir de la fonte de cellules vésiculeuses.

Mais toutes les fois qu'un muscle a besoin d'un point d'appui solide ou qu'il doit lui-même servir d'organe de soutien en même temps qu'il a à fournir un travail énergique, ces cellules vésiculeuses persistent pendant l'état adulte.

VI

Les cartilages linguaux chez le Buccin (*Buccinum undatum*).

Je crois avoir démontré, dans les pages précédentes, que les cellules, qui existent dans les pièces de soutien de la radula de certains Mollusques, doivent être considérées comme conjonctives et non comme cartilagineuses. Nous allons étudier maintenant un autre type de Mollusque, le grand Buccin ondé, où la structure de ces organes se rapproche nettement, cette fois, du cartilage hyalin des Vertébrés.

Pour découvrir la radula, chez cet animal, on fend la trompe longitudinalement, en dessus, et on met à jour l'œsophage que l'on enlève; l'appareil radulaire apparaît alors au-dessous de lui. En disséquant cet appareil, dont l'anatomie complète a été donnée par CUVIER dans ses *Mémoires sur les Mollusques*, on reconnaît au centre des muscles rouges qui le composent, une longue tige cylindrique, cartilaginiforme, qui donne attache à de nombreux muscles dans toute sa longueur et qui porte en avant la radula; cette tige est l'homologue de la papille formatrice de l'*Helix pomatia*. Si on enlève la radula, on voit qu'elle repose sur deux cartilages qui sont réunis en avant, s'accolent entre eux, dans leur partie moyenne, pour former une gouttière ouverte en haut, et divergent ensuite pour donner attache à deux muscles blanchâtres (fig. 22); chacun de ces cartilages est une longue lame mince et étroite, excavée sur sa face supérieure et présentant une couleur rouge, provenant des muscles situés au-dessous d'elle et vus par transparence; c'est dans leur écartement que repose la tige cartilaginiforme que nous avons signalée plus haut. On voit, par cette description, que l'appareil radulaire du Buccin est constitué sur le même type que celui des *Helix*; les différences de forme proviennent tout simplement de l'allongement qu'ont subi ses parties pour suivre la formation de la trompe.

Les cartilages linguaux sont entourés et cachés, dans leur plus grande étendue, par de nombreux muscles qui s'insèrent directement sur la substance cartilagineuse; cependant leur face interne est libre dans une certaine portion et là, on constate, sur les coupes, la présence d'une couche conjonctive, fibrillaire, contenant de nombreux noyaux stratifiés (fig. 23, *a*); c'est l'homologue de la membrane d'enveloppe des cartilages des *Helix* et son union intime avec la substance cartilagineuse sous-jacente peut la faire considérer également comme un véritable périchondre. Au-dessous de cette membrane, formant une enveloppe complète au cartilage, est une couche épaisse (10 à 15 μ) de substance cartilagineuse, limitée nettement en dehors et envoyant, en dedans, de nombreux prolongements qui s'insinuent entre les cellules (fig. 23, *b*). Chez les Mammifères, le



Fig. 22. — *Buccium undatum*. Les cartilages linguaux isolés des parties environnantes (grossissement, 1,5).

périchondre se confond insensiblement, par sa couche profonde, avec le cartilage; chez le Buccin il n'en est pas de même, la coque cartilagineuse qui entoure les cartilages est nettement séparée de la membrane conjonctive et on n'aperçoit aucune forme intermédiaire entre les cellules de cette membrane et les cellules cartilagineuses.

Toute la masse des cartilages est formée uniquement de cellules, sans aucun mélange de fibres musculaires; ces cellules sont polygonales, à côtés plus ou moins nombreux, avec un grand diamètre moyen de 30 μ , elles sont remplies par un protoplasma granuleux, plus épais autour du noyau qui est toujours central dans les cellules adultes (fig. 23, *c*); ces granulations protoplasmiques ne forment pas une masse compacte qui remplit toute la cellule, elles sont comme imbibées par un liquide assez abondant, facile à voir surtout chez le vivant et qui isole souvent le corps protoplasmique de

sa membrane d'enveloppe. Celle-ci ne peut guère se voir, à un fort grossissement, qu'au niveau des espaces stellaires formés par l'accolement des cellules; partout autre part, elle se confond avec la substance intercellulaire (fig. 24).

En avant, les cellules ne sont guère séparées que par leurs membranes, avec, de place en place, quelques épaissements dus à des dépôts de substance cartilagineuse. Sur la partie médiane qui réunit

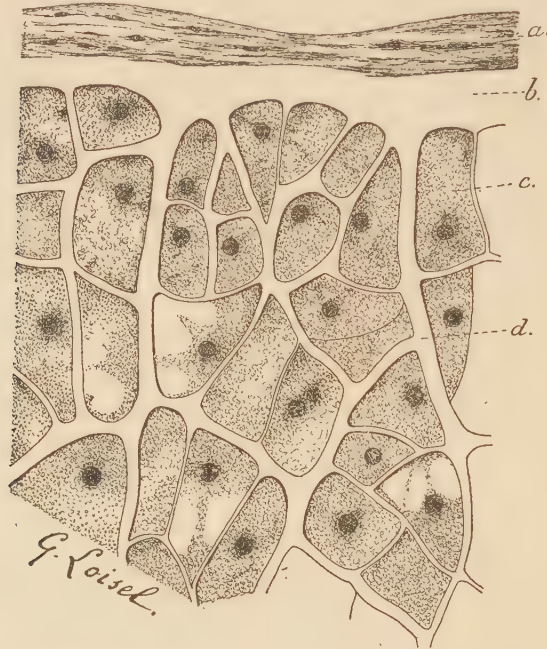


Fig. 23. — *Buccinum undatum*. Coupe transversale d'un cartilage lingual fixé par l'alcool (grossissement, 600). — *a*, membrane conjonctive; *b*, coque cartilagineuse; *c*, cellules cartilagineuses; *d*, travées cartilagineuses.

les deux cartilages, les cellules sont très petites et limitées seulement par leur membrane, sans qu'il y ait interposition de substance fondamentale. Ce sont probablement des coupes un peu épaisses de cette région que LEBERT a dessinées, car il représente les éléments de ce cartilage par des cellules sphériques, se recouvrant en partie les unes les autres et ne présentant aucune trace de substance fondamentale¹. Dans la plus grande partie des cartilages, les cellules sont séparées les unes des autres par une bande cartilagineuse

1. Mémoire déjà cité (*Arch. f. Anat. u. Phys.*, 1846, fig. 9).

assez épaissie; de plus, elles sont groupées en nombre plus ou moins grand et chaque groupe est séparé de ses voisins par un dépôt plus considérable de cartilagine (fig. 23, *d*). Cette disposition provient probablement du mode de multiplication de ces cellules; sur des animaux fixés par l'alcool, j'ai vu des noyaux en train de se diviser et cette division semble se faire suivant un procédé analogue à celui que j'ai décrit pour les cellules vésiculeuses de l'*Helix pomatia*. Les membranes de nouvelle formation apparaissent au milieu du protoplasma, comme des lignes minces, brillantes, réfrin-



Fig. 24. — *Buccinum undatum*. Cellule cartilagineuse montrant la formation d'une nouvelle membrane (grossissement, 840).

gentes, elles partent toujours de la paroi des cellules mères et s'avancent peu à peu dans l'intérieur de celles-ci, de façon à séparer les deux noyaux filles. On en voit souvent qui se perdent insensiblement dans le protoplasma (fig. 24).

La substance fondamentale de ces cartilages a tous les caractères optiques de la cartilagine des animaux supérieurs; elle présente une couleur blanc opalin et un aspect absolument homogène, sans striation, ni lignes concentriques indiquant un dépôt successif de lames cartilagineuses. Au point de vue chimique, VALENCIENNES a montré qu'elle ne donnait que de la gélatine par la coction; l'action des matières colorantes va nous montrer quelques autres différences avec le cartilage des Vertébrés.

Bien qu'on ne puisse accorder une grande valeur aux caractères fournis par les substances colorantes, on doit cependant en tenir compte lorsqu'on agit par comparaison. On sait que les cartilages,

chez les mammifères, sont colorés très faiblement par l'iode et par le picro-carmin; qu'avec le bleu de quinoléine, le noyau reste incolore, le protoplasma se colorant en bleu clair et la cartilagine en violet ¹; qu'enfin, avec l'hématoxyline, tout est coloré en violet plus ou moins intense.

Or, dans les cartilages du Buccin, l'iode colore en jaune vif la substance fondamentale et en brun foncé la masse cellulaire; avec le picro-carmin, la substance cartilagineuse prend une belle teinte rose et la cellule une couleur rouge brun; le bleu de quinoléine colore le tout, cartilagine, protoplasma et noyau en bleu clair (quelques régions cependant prennent une teinte violette); enfin l'hématoxyline de Böehmer colore la substance fondamentale et le protoplasma en violet clair et le noyau en violet foncé. Dans les cellules, on ne trouve pas trace de matière glycogène ni de graisse.

De tous les Mollusques que j'ai étudiés, le Buccin est le seul qui m'ait présenté de véritables cartilages linguaux; mais il est certain que d'autres espèces doivent avoir un même tissu et, ce que nous ont montré le Planorbe et la Paludine, nous fait prévoir des formes intermédiaires entre ces cellules cartilagineuses et les cellules conjonctives.

Il est tout naturel de trouver, chez les animaux inférieurs, un tissu cartilagineux très voisin du tissu conjonctif; la forme spéciale qui existe dans les cartilages des Céphalopodes, ne s'éloigne pas de la règle générale, les cellules conjonctives, chez ces animaux, étant étoilées et présentant des prolongements ramifiés. Du reste, nous allons trouver, dans les pièces de soutien de la radula, chez la seiche, un tissu qui forme une transition entre le tissu conjonctif et le tissu cartilagineux spécial aux Céphalopodes.

¹. Toutes les fois que M. RANVIER veut déceler la moindre trace de cartilagine, il se sert de cette matière colorante.

VII

Les cartilages linguaux chez la Seiche

(*Sepia officinalis*).

Tous les auteurs qui parlent de pièces de soutien de la radula, chez les Céphalopodes (CH. LIVON, C. VOGT et YUNG), les décrivent comme formées de fibres musculaires, sans y signaler aucun autre élément conjonctif ou cartilagineux.

Dans les genres *Octopus* et *Loligo*, en effet, ces organes ressemblent complètement à un muscle, mais l'examen microscopique pourrait seul nous montrer le rôle que doit jouer le tissu conjonctif dans leur composition. J'ai fait cet examen chez la seiche commune (*Sepia officinalis*), dont les cartilages linguaux présentent une structure toute particulière et très avantageuse pour l'étude du tissu de soutien de la radula.

Lorsque, chez cet animal, on a enlevé le bec de perroquet avec ses muscles, on aperçoit la radula (R, fig. 25) qui fait saillie sur la ligne médiane, en arrière d'un mamelon gustatif (*pg*) et en avant de deux muscles aliformes qui se rejoignent au-dessus d'elle (M); en s'accolant l'un à l'autre ces muscles forment une gouttière ouverte en haut qui conduit dans l'œsophage (*œ*); si l'on introduit un scalpel dans cette gouttière et si on dissèque délicatement sur les côtés, on parvient à isoler la masse radulaire.

Cette masse a la forme d'une pyramide triangulaire à arête antérieure, dont le sommet tronqué, placé en haut et en avant, est recouvert par la portion active de la radula (R, fig. 25); celle-ci semble s'enfoncer dans un sillon que l'on remarque sur la face postérieure de la masse radulaire. C'est qu'en effet la pyramide est formée par l'accolement de deux pièces allongées (fig. 26), réunies en haut par une partie médiane, cartilaginiforme et dont l'ensemble

rappelle beaucoup la plaque de soutien en fer à cheval des *Helix*¹; mais ici, l'aspect et la consistance cartilagineuse ne se retrouvent plus que sous forme d'une bande étroite qui court le long du bord antéro-interne de ces pièces et se confond en avant avec la portion moyenne; tout le reste semble être, à la vue, de nature musculaire. En se rapprochant l'une de l'autre, ces pièces de soutien forment une gouttière dans laquelle est logée une tige cylindrique qui supporte la radula et se termine en arrière par une partie molle et

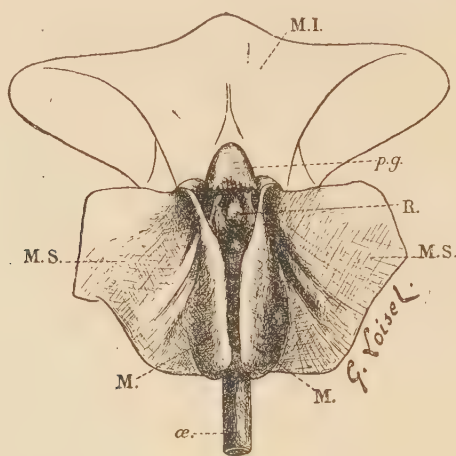


Fig. 25. — *Sepia officinalis*. Ensemble de l'appareil radulaire (les mâchoires ont été enlevées, leurs muscles coupés et rejetés en haut et sur les côtés; grossissement, 1,5). — M.I, muscles de la mâchoire inférieure; M.S, muscles de la mâchoire supérieure; R, extrémité antérieure de la radula; M, muscles recouvrant en partie la masse radulaire; p.g, papille gustative α, œsophage.

muqueuse. Cette tige, homologue de la papille formatrice que j'ai étudiée chez *Helix pomatia*, est très consistante; sa couleur blanche et nacrée pourrait la faire prendre pour du cartilage, mais la dissociation donne une substance gélatineuse, transparente, dans laquelle sont disséminées des fibres plus ou moins épaisses, plus ou moins flexueuses, s'entrecroisant en tous sens et qui sont d'autant plus serrées que l'on se rapproche de l'extrémité antérieure. Dans cette dissociation à l'état frais, les éléments cellulaires sont peu visibles, bien qu'ils paraissent nombreux; si on ajoute de l'acide acétique, la préparation devient blanche comme du lait, mais les fibres résistent

1. Chez le Poulpe commun, ces deux pièces ont une forme prismatique, en lame de couteau; elles sont indépendantes l'une de l'autre, ou du moins ne sont réunies en haut que par une mince membrane musculaire.

très bien. Avec le picro-carmin, on met nettement en évidence les corps cellulaires qui sont fusiformes ou étoilés et envoient des prolongements protoplasmiques assez nombreux ; en somme nous avons là un aspect qui rappelle énormément ce que nous avons vu dans le même organe de l'Escargot.

Revenons maintenant aux pièces de soutien de la radula dont l'étude doit nous être d'un grand intérêt, puisque nous avons la chance d'y trouver l'élément de soutien complètement séparé de la partie active, musculaire. Les Céphalopodes sont les seuls, de tous les Mollusques, qui aient un squelette cartilagineux plus ou moins bien développé ; partout où un muscle a besoin d'un point d'appui très résistant, partout où un organe a besoin d'être renforcé ou pro-



Fig. 26. — *Sepia officinalis*. Pièces de soutien de la radula étalées sur un plan (grossissement, 1,5).

tégé, on est presque toujours certain de trouver ce tissu cartilagineux remarquable par la forme ramifiée de ses cellules. S'il était vrai que les cartilages linguaux des Gastéropodes pulmonés soient formés par un mélange de fibres musculaires et de cellules cartilagineuses, il serait permis, *à priori*, de penser que nous allons trouver ici, un tissu de cartilage analogue à celui qui existe dans les autres régions de l'animal.

Lorsqu'on enlève, avec des ciseaux courbes, une petite partie de la bande cartilaginiforme qui renforce les pièces de soutien, on constate que cette bande est formée par une substance molle et transparente, contenue dans une membrane très résistante ; dissociée à l'état frais, dans le sang de l'animal, on voit une substance fondamentale anhyste, peu abondante, contenant un grand nombre de noyaux granuleux, dont le diamètre varie de 10 à 13 μ ; de ces noyaux semblent partir des prolongements qui s'anastomosent souvent entre eux. L'acide acétique rétracte un peu les noyaux et efface en partie les prolongements ; il montre de plus que la membrane d'enveloppe est de nature conjonctive. Le picro-carmin colore la substance fondamentale en jaune rougeâtre et les noyaux

en rouge; le corps cellulaire devient alors visible et on remarque que les filaments protoplasmiques partent de sa masse et non du noyau (fig. 27); du reste sa forme varie beaucoup, il est parfois très peu abondant et ne se révèle plus que par quelques prolongements; dans tous les cas, il est peu visible, car il se colore avec la même intensité que la substance fondamentale. On voit déjà, par cette description, que ce tissu s'éloigne beaucoup du cartilage et qu'il peut être comparé au tissu conjonctif à forme muqueuse ou



Fig. 27. — *Sepia officinalis*. Éléments de la bande conjonctive qui renforce les pièces de soutien (alcool et picro-carmin).

gélatineuse qu'on trouve dans la papille formatrice de la radula, chez cet animal et chez les *Helix*.

Les coupes ne peuvent guère nous donner que des renseignements inexacts sur la forme des cellules, mais elles vont préciser les rapports qui existent entre les éléments de ce tissu et entre ceux-ci et les tissus voisins. Une coupe transversale de la masse radulaire montre que les pièces de soutien (*p. s*, fig. 28) sont essentiellement formées de fibres lisses à direction horizontale, s'imbriquant plus ou moins les unes dans les autres et contenant des noyaux en bâtonnet. Ces fibres ne sont pas disposées en faisceaux, mais en nappes continues; de place en place cependant, on voit quelques masses granuleuses contenant des noyaux sphériques ou ovoïdes. Chaque pièce est entourée par une gaine épaisse de tissu conjonctif (*a*, fig. 28) qui prend une belle teinte rose avec le picro-carmin; elle est réunie à sa congénère, en avant

et en bas, par une bande musculaire formée de fibres s'entrecroisant en tous sens (*d*, fig. 28) ¹; c'est au point de jonction de ce dernier muscle avec les pièces de soutien que se trouve la bande cartilaginiforme dont nous connaissons déjà une partie des éléments. Sur les coupes transversales cette région se présente comme un noyau formé par une substance amorphe, fixant très bien toutes les matières colorantes et contenant un grand nombre de cellules

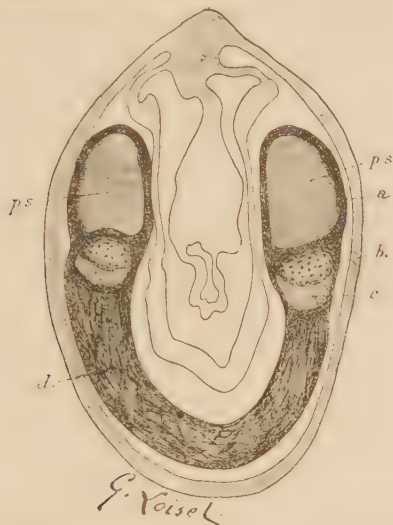


Fig. 28. — *Sepia officinalis*. Coupe frontale de la masse radulaire (la radula s'est trouvée enlevée dans la préparation; grossissement 1,5). — *p.s.*, pièces de soutien de la radula; *a*, membrane d'enveloppe; *b*, noyau de tissu conjonctif; *c*, masse de cellules vésiculeuses; *d*, muscle d'union des deux pièces de soutien.

nues, allongées dans un même sens (*b*, fig. 28); du côté des pièces de soutien, les cellules sont très nombreuses et renferment un petit noyau ovoïde; du côté opposé, vers le muscle d'union des pièces, elles augmentent de volume pendant que leur noyau grossit et devient sphérique; en même temps la substance fondamentale disparaît peu à peu et on trouve bientôt une masse de grosses cellules vésiculeuses, entourées par une membrane très mince sans l'interposition d'aucune substance intercellulaire, complètement semblables, en somme, aux cellules vésiculeuses que nous avons étudiées chez l'Escargot (*c*, fig. 28).

Sur toute la périphérie de ce noyau, on voit les cellules, qu'elles

1. Cette bande musculaire est l'homologue du muscle horizontal de SEMPER qui réunit entre elles les deux pièces de soutien de l'*Helix pomatia*.

soient étoilées ou vésiculeuses, se changer peu à peu en cellules conjonctives ordinaires et se confondre insensiblement avec les éléments de la membrane d'enveloppe (voir les cellules inférieures de la figure 27). Du reste, s'il restait un dernier doute sur la nature de ce tissu, on pourrait agir ici comme je l'ai fait pour les Gastéropodes, c'est-à-dire rechercher si on ne trouve pas un tissu conjonctif semblable dans les autres muscles de la Seiche; il suffirait de s'adresser aux muscles du bec dont l'extrémité toute antérieure, située entre les deux lames de chaque mâchoire, n'est plus guère formée que par une substance fondamentale fibrillaire où l'hématoxiline décèle la présence d'un grand nombre de noyaux sphériques ou ovoïdes.

Il me semble que cette étude vient ajouter une nouvelle preuve à ce que j'ai avancé plus haut, au sujet de la nature conjonctive des cellules vésiculeuses. Chez la Seiche, les pièces de soutien de la radula sont formées, comme chez les *Helix*, par deux muscles dont les éléments conjonctifs deviennent en partie vésiculeux en vue du rôle qu'ils ont à remplir, mais, au lieu de se faire dans toute l'étendue des muscles, cette différenciation se localise, chez cet animal, en un point limité à leur bord antéro-interne.

Alors que le tissu conjonctif en général se compose surtout, chez les Gastéropodes, de grosses cellules arrondies, contenant un liquide transparent, il présente seulement, chez les Céphalopodes, des fibrilles entrecroisées et des cellules étoilées à prolongements nombreux. Le tissu conjonctif qu'on trouve dans les pièces de soutien de ces animaux ne s'éloigne donc du type ordinaire que par sa substance fondamentale qui est muqueuse ou gélatineuse, et à ce point de vue il faut remarquer qu'il touche de très près au tissu cartilagineux; il suffirait en effet que la substance interstitielle acquière une plus grande consistance pour donner lieu au cartilage ordinaire des Céphalopodes.

Ceci nous amène à considérer le cartilage à cellules ramifiées de ces animaux comme une forme primitive, un état intermédiaire entre la cellule conjonctive et ses dérivées : cellules cartilagineuse et osseuse, ce serait le cartilage fœtal des Vertébrés arrêté dans son développement et fixé à cet état dans les animaux inférieurs. On a vu que la forme des cellules cartilagineuses dérive directement de la forme des cellules conjonctives chez le Buccin et la Seiche, ce qui nous montre que, chez les Invertébrés, comme chez les Vertébrés,

le tissu cartilagineux représente une phase évolutive du tissu conjonctif; il est donc tout naturel de trouver, dans les animaux inférieurs, des tissus à forme intermédiaire persister pendant toute la vie de l'animal.

C'est là une opinion qui diffère complètement de celle de M. RENAULT. Cet histologiste considère, en effet, le cartilage ramifié comme du cartilage hyalin ayant atteint la limite supérieure de son développement sous l'influence de certaines « conditions de nutrition, d'incitation, de milieu favorables à l'achèvement de son évolution dans ce sens ». « Les éléments du cartilage hyalin, dit-il, rencontrent ces conditions naturellement, régulièrement dans le poulpe, et accidentellement seulement chez l'homme, dans les circonstances qui commandent pour lui l'édification de l'enchondrome à cellules ramifiées ¹. »

Il est évident que l'étude du développement du cartilage, dans un grand nombre de types inférieurs, permettrait seule de trancher complètement la question. Chez l'homme, trop d'éléments étrangers interviennent (hérédité, accélération embryogénique, etc.), et cependant on peut remarquer déjà que le cartilage fœtal se compose, chez lui, de cellules étoilées semblables à celles du tissu conjonctif.

Autre part, M. RANVIER a montré comment des cellules tendineuses, à prolongements nombreux, pouvaient se transformer en cellules cartilagineuses ordinaires. Dans le ligament rond de l'articulation coxo-fémorale du lapin, les faisceaux tendineux, en arrivant sur la tête du fémur, pénètrent dans le cartilage de revêtement et se fondent pour ainsi dire avec sa substance fondamentale; on trouve alors, à ce niveau, entre les faisceaux, des cellules cartilagineuses. Chez l'adulte, ces cellules sont encapsulées, semblables à celles du cartilage hyalin ordinaire, mais, chez les jeunes lapins de six semaines à deux mois, on observe des cellules « de tous points comparables aux cellules du cartilage céphalique des Céphalopodes ² ».

Il n'est donc pas nécessaire, pour expliquer cette forme aberrante du cartilage chez l'homme, d'invoquer la théorie de l'atavisme, qui, dans ce cas, ne serait qu'une simple vue de l'esprit, ni de faire intervenir certaines conditions qui échappent complètement à notre contrôle et rentrent par là même dans le domaine de l'hypothèse.

1. J. RENAULT, *Traité d'Histologie pratique*, Paris, 1889, p. XXVIII.

2. RANVIER, *Leçons sur les Éléments et les Tissus du système conjonctif* (*Journ. de Microgr.*, année 1890, p. 296; voir également, année 1894, p. 200).

RESUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude des cartilages linguaux des Mollusques nous a montré les premiers essais que fait la nature pour créer un tissu squelettique. Sachant que les éléments de ce tissu (cartilage et os) dérivent, chez les animaux supérieurs, du tissu conjonctif, nous devions trouver et nous avons trouvé en effet, cette ébauche de squelette formée par une différenciation des cellules conjonctives, différenciation qui s'est traduite ici par la forme vésiculeuse.

Mais ces recherches présentent un autre intérêt quand on envisage les cellules vésiculeuses à un point de vue plus général. Ces éléments, bien que très répandus dans le règne animal, n'ont jamais fait le sujet d'une étude d'ensemble, aussi les auteurs diffèrent-ils sur leur nature.

M. RANVIER les décrit sans les rattacher spécialement à aucun tissu, M. RENAUT les considère comme des cellules conjonctives transformées, enfin M. Kölliker en fait une classe particulière sous le nom de *tissu cartilagineux sans substance fondamentale* ou *cartilage cellulaire*. Les résultats auxquels je suis arrivé jusqu'ici me font accepter les idées de M. RENAUT, mais, pour se faire une opinion définitive, il faudrait étendre ces recherches à toute la série animale.

Les conclusions suivantes résument les principaux faits que j'ai essayé d'élucider sur la structure des cartilages linguaux et sur la connaissance des tissus musculaire et conjonctif des Mollusques.

I. — Au point de vue de leur structure, les cartilages linguaux des Mollusques peuvent être groupés en deux grandes classes :

1° Dans beaucoup d'espèces (Gastéropodes pulmonés, certains Nudibranches, Céphalopodes), ils sont formés de fibres musculaires entre lesquelles existent des éléments conjonctifs, comme dans les autres muscles ; mais ici, en raison de la fonction que les organes ont à remplir, les cellules conjonctives deviennent presque toujours vésiculeuses.

Cette forme de tissu conjonctif est, ou bien une accentuation du type ordinaire (Gastéropodes) ou bien une différenciation particulière des cellules (Céphalopodes).

2 Chez d'autres Mollusques (Buccin), les cartilages linguaux sont formés de véritables cellules cartilagineuses sans aucun mélange de fibres musculaires.

Il est probable que ces deux classes ne sont pas nettement tranchées chez ces animaux, les cartilages linguaux des Planorbes et surtout des Paludines nous font prévoir des formes intermédiaires entre les cellules de la première classe et celles de la seconde.

II. — L'aspect cartilagineux n'est pas un caractère constant pour tous les cartilages linguaux ; il se rencontre, par contre, dans beaucoup d'autres muscles à structure ordinaire. C'est donc un caractère qui dépend surtout de la fibre musculaire même et non uniquement des cellules vésiculeuses.

III. — Le mot de cartilage ne doit pas être employé pour désigner les organes de support de la radula, puisqu'il ne répond pas à l'ensemble de la structure de ces organes ; il vaudrait mieux se servir d'une appellation plus générale et moins précise, telle que celle de *pièces de soutien*.

IV. — La papille, ou gaine formatrice de la radula, renferme surtout, chez *Helix pomatia* et *Sepia officinalis*, du tissu conjonctif à forme muqueuse ou gélatineuse.

V. — Les fibres musculaires lisses des Gastéropodes sont formées de deux substances : l'une fibrillaire, représentant l'élément contractile, l'autre granuleuse, protoplasmique ; mais les rapports de situation entre ces deux substances sont loin d'être constants, comme le veulent les auteurs.

VI. — Quand on suit le développement d'une fibre lisse, on voit que la différenciation du protoplasma en fibrilles se fait de la périphérie vers le centre ; lorsque la fibre a atteint son maximum d'évolution, c'est-à-dire quand tout le protoplasma s'est transformé, le noyau de la cellule primitive paraît avoir complètement disparu.

VII. — Les fibres musculaires lisses qu'on trouve dans les pièces de soutien de la radula, diffèrent des fibres ordinaires par leur plus

grande largeur et par leur manière différente de se comporter avec les substances colorantes.

VIII. — On trouve parfois, dans ces muscles linguaux, des fibres striées transversalement, analogues à celles des Insectes et des Vertébrés.

IX. — Le tissu conjonctif est très peu abondant dans les muscles des Gastéropodes ; le plus souvent il n'est représenté que par quelques fines granulations et des noyaux, éléments qui paraissent provenir de la fonte de cellules vésiculeuses.

X. — A un certain stade de leur évolution, les muscles des Gastéropodes présentent, entre leurs fibres, de grosses cellules vésiculeuses. Dans la plupart des muscles, ces cellules disparaissent à l'état adulte (voir IX), mais, lorsque la formation du muscle l'exige, elles persistent toujours ; c'est ce qui existe, par exemple, pour les pièces de soutien de la radula.

XI. — La forme du tissu cartilagineux est en rapport avec celle du tissu conjonctif de l'animal considéré. C'est pourquoi la structure des cartilages linguaux du Buccin se rapproche de celle du cartilage hyalin et non de la structure du cartilage à cellules ramifiées des Céphalopodes.

XII. — La substance cartilagineuse qu'on trouve chez le Buccin, diffère de la cartilagine des Vertébrés, en ce qu'elle donne de la gélatine par la coction et en ce qu'elle se colore en jaune d'or par l'iode, en rose vif par le picro-carmin et en bleu par le bleu de quinoléine.

XIII. — Le cartilage à cellules ramifiées des Céphalopodes est une forme primitive qui se relie directement au tissu conjonctif par l'intermédiaire de certains tissus.

XIV. — Chez les Invertébrés, comme chez les Vertébrés, le tissu cartilagineux représente une phase évolutive du tissu conjonctif.

VU : *Le Doyen,*
BROUARDEL.

VU : *Par le président de thèse,*
MATHIAS DUVAL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Le vice-recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

Index bibliographique.

1. — R. BERGH, Bidrag til en Monographi of Marseniaderne (*Kongl. Danske Videnskabernes Selskabs Afhandlinger*, 5^e partie, 3^e vol. Copenhague, 1853).
2. — R. BLANCHARD, Sur la présence de muscles striés chez les Mollusques (*Compt. rend. Acad. Sc.*, 6 février 1888, et *Bull. Soc. zool.*, février et mars 1888).
3. — FR. BOLL, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus (*Arch. für mikrosk. Anat.*, 1869, supplément).
4. — L. BOUTAN, Recherches sur la Fissurelle (*Arch. zool. exp.*, 2^e série, t. III bis).
5. — ED. CLAPARÈDE, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis (*Arch. für Anat. und Physiol. von Müller*, 1857).
6. — G. CUVIER, *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques*, Paris, 1817, et *Annales du Muséum*, t. VII, 1806.
7. — DELLE CHIAJE, *Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre*, Napoli, 1828.
8. — JOH. DOGIEL, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken (*Arch. für mikrosk. Anat.*, t. XIV, 1877).
9. — MATH. DUVAL, *Le Placenta des Rongeurs*, Paris, 1892.
10. — MATH. DUVAL, De l'emploi du collodion humide pour la pratique des coupes microscopiques (*Journ. de l'anat. et phys.*, 1879).
11. — MATH. DUVAL, *Atlas d'embryologie*, Paris, 1889.
12. — FISCHER, Sur le Corambe testudinaria (*Compt. rend. Acad. Sc.*, t. I, 1888).
13. — H. FOLL, Développement des Gastéropodes pulmonés (*Arch. zool. exp.*, t. VIII, 1879-80).
14. — H. FOLL, Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques (*Compt. rend. Acad. Sc.*, t. I, 1888).
15. — H. FOLL, Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers Invertébrés (*Compt. rend. Acad. Sc.*, t. I, 1888).
16. — P. GARNALT, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans (*Thèse de la fac. des Sc.*, Paris, 1887).
17. — HUXLEY, On the Morphology of the Cephalous Mollusca (*Philos. Trans.*, 1853).
18. — JOYEUX-LAFFUE, Organisation et développement de l'Oncidie (*Arch. zool. exp.*, 1^{re} série, t. X).
19. — PH. KNOLL, Sur des fibres musculaires à stries obliques (*Acad. des Sc. de Vienne*, séance du 13 octobre 1892).
20. — KÖLLIKER, Mittheilungen zur vergleichenden Gewebelehre (*Würzburger Verhandlungen*, heft I, 1857).
21. — KÖLLIKER, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, sechste Auflage, Leipzig, 1889.
22. — H. DE LACAZE-DUTHIERS, Organisation et développement du Dentale (*Ann. Sc. nat.*, 4^e série, t. VI).
23. — H. DE LACAZE-DUTHIERS, Anatomie du Pleurobranche (*Ann. Sc. nat.*, 4^e série, t. XI).
24. — H. DE LACAZE-DUTHIERS, Anatomie des Vermets (*Ann. Sc. nat.*, 4^e série, t. XIII).
25. — H. DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire de la Testacelle (*Arch. zool. exp.*, 2^e série, t. V).
26. — LAGUESSE, Sur un tissu cartilagineux particulier situé dans les artères de certains Poissons (*Compt. rend. de la Soc. de Biologie*, 5 mars 1892).

27. — LEBERT, Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden (*Arch. für Anat. und Physiol. von Müller*, 1846).
28. — LEBERT, Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux (*Ann. Sc. nat.*, 3^e série, t. XIII, 1850).
29. — LEYDIG, Ueber Paludina vivipara (*Zeitschrift für wiss. Zool.*, t. XI, 1850).
30. — LEYDIG, *Traité d'histologie de l'homme et des animaux* (édit. franç., Paris, 1886).
31. — CH. LIVON, Structure des organes digestifs des Poulpes (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XVII, 1881).
32. — G. LOISEL, Sur l'appareil musculaire de la radula chez les Helix (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, nov. 1892, et *Compt. rend. de la Soc. de Biologie*, 12 nov. 1892).
33. — P.-G. MAHOUEAU, Procédé pour coller les coupes histologiques préparées à la paraffine (*Bull. Soc. d'Anthrop.*, séance du 29 nov. 1888, p. 591).
34. — MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques de France*, Paris, 1855.
35. — PRUVOT, Organisation de quelques Néomeniens (*Arch. zool. exp.*, 2^e série, t. IX).
36. — RABL, Die Ontogenie der Süsswasser pulmonaten (*Jenaische Zeitschr.*, t. IX, 1875).
37. — RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édit., Paris, 1889.
38. — RANVIER, Leçons sur les Éléments et les Tissus du système conjonctif (*Journ. de Microgr.*, 1890 et 1891).
39. — RENAUT, *Traité d'Histologie pratique*, Paris, 1889).
40. — ÉD. RETTERER, Sur la technique des fibres-cellules (*Compt. rend. de la Soc. de Biologie*, 18 nov. 1887).
41. — A. RÜCKER, Ueber die Bildung der Radulà bei Helix pomatia (*Bericht der Oberhess. Gesellschaft für Natur und Heilk.*, t. XXII, 1883).
42. — M. SCHIFF, Beiträge zur Anatomie von Chiton piceus (*Zeitschr. für wiss. Zool.*, t. IX, 1858).
43. — G. SCHWALBE, Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere (*Arch. für mikr. Anat.*, 1869).
44. — F.-E. SCHULZE, Ueber die Heteropoden (*Zeitschr. für wiss. Zool.*, 1862).
45. — C. SEMPER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten (*Zeitschr. für wiss. Zool.*, t. VIII, 1856-57).
46. — C. SEMPER, Zum feineren Baue der Molluskenzunge (*Zeitschr. für wiss. Zool.*, t. IX, 1858).
47. — SICARD, Recherches sur le Zonites algirus (*Thèse de la fac. des Sc.*, Paris, 1874).
48. — H. TROSCHEL, *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification*, Berlin, 1856. —
49. — VALENCIENNES, Recherches sur la structure du tissu élémentaire des cartilages des Poissons et des Mollusques (*Compt. rend. Acad. Sc.*, 25 nov. 1844, et *Arch. du Muséum*, t. V, 1851).
50. — VAN BENEDEN, Anatomie des genres Hyale, Cléodore et Cuvierie (*Nouv. Mém. de l'Acad. roy. de Bruxelles*, t. XII, 1839).
51. — VAN BENEDEN, Sur la Limacina artica (*Nouv. Mém. de l'Acad. roy. de Bruxelles*, t. XIV, 1841).
52. — H. DE VARIGNY, Sur la contraction musculaire (*Thèse de la fac. des Sc.*, Paris, 1886).
53. — C. VOGT et YUNG, *Traité d'Anatomie comparée pratique*, Paris.
54. — WEGMAN, Histoire naturelle des Haliotides (*Arch. zool. exp.*, 1844).

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES	1
I. — HISTORIQUE GÉNÉRAL.....	5
II. — TECHNIQUE.....	9
III. — LES CARTILAGES LINGUAUX CHEZ L'ESCARGOT.....	11
A. — <i>Membrane d'enveloppe</i>	13
B. — <i>Fibres musculaires</i>	15
C. — <i>Cellules vésiculeuses</i>	22
D. — <i>Discussion sur la nature des cellules vésiculeuses</i>	26
IV. — LES CARTILAGES LINGUAUX CHEZ QUELQUES ESPÈCES DE GASTÉROPODES...	29
1. <i>Helix aspersa, fructicum, etc.</i>	29
2. <i>Planorbis corneus</i>	29
3. <i>Paludina vivipara</i>	29
4. <i>Limax agrestis</i>	30
5. <i>Arion rufus</i>	30
6. <i>Lymnea stagnalis</i> (histogénèse des cartilages linguaux).....	31
7. <i>Lymnea glutinosa</i>	34
8. <i>Ancylus fluviatilis</i>	35
9. <i>Tritonia Hombergii</i>	35
V. — LE TISSU CONJONCTIF DANS LES MUSCLES DES GASTÉROPODES.....	37
VI. — LES CARTILAGES LINGUAUX CHEZ LE BUCCIN.....	42
VII. — LES CARTILAGES LINGUAUX CHEZ LA SEICHE.....	47
VIII. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	54
IX. — INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	57

